Pr 260 c1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P. 260

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE
Série A, Zoologie
TOME XXXVI
FASCICULE UNIQUE

Claude MONNIOT

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTIVE DE LA FAMILLE DES PYURIDAE (ASCIDIACEA)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)
1965

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260 c1

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXXVI

FASCICULE UNIQUE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1965

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie. Tome 36, fasc. unique.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTIVE DE LA FAMILLE DES PYURIDAE (ASCIDIACEA)

par

Claude MONNIOT

Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION. 1
Méthodes et techniques 4

II. — LA FAMILLE DES *PYURIDAE*

A. — Historique
1) Historique de la classe des *Stolidobranchiata* 6
2) Origine de la famille des *Pyuridae* 8
3) Division des *Pyuridae* en genres 9
4) Compréhension de la famille en 1964 10

B. — Valeur et limites des critères systématiques
1) Variabilité des caractères morphologiques 12
2) Diversité familiale et générique 13
3) Variabilité spécifique 14
4) Notion d'Archétype et importance pratique 17
5) Archétype des *Pyuridae* 19
6) Les deux lignées de *Pyuridae* 19

C. — La sous-famille des *Bolteniinae* 21
Le genre *Boltenia*. 21

Source : MNHN, Paris

D. — La sous-famille des *Pyurinae* 34

1) Développement et évolution branchiale des *Pyurinae*. 35
a) La lignée évolutive principale 36
b) Évolutions divergentes 51

2) Les genres de la lignée évolutive principale
a) Le genre *Heterostigma* 53
b) Le genre *Cratostigma*. 55
c) Les genres *Hartmeyeria* et *Clenyura* 56
d) Le genre *Microcosmus* 59
e) Le genre *Pyura* 72

3) Les autres genres de la sous-famille
a) Un genre régressé : *Bolteniopsis* 107
b) Un genre plus évolué : *Halocynthia* 112
c) Le genre *Bathypera* 121
d) Les genres *Culeolus*, *Fungulus* et *Eupera* 123

E. — Évolution des *Pyuridae*

1) Relations entre les *Pyuridae* les *Styelidae* et les *Molgulidae* 127
2) Évolution de la famille des *Pyuridae* 128
3) Répartition géographique 130

III. — ÉCOLOGIE DES *PYURIDAE*

A. — Introduction 132

B. — La famille des *Pyuridae* et les milieux marins. . . 134

C. — Influence des facteurs écologiques; exigences de la famille des *Pyuridae* 138
a) Salinité et température. 139
b) Influence des marées 141
c) Profondeur 141
d) Lumière. 141
e) Turbulence et turbidité. 144
f) Influence du substrat 145
g) Disposition d'un individu par rapport au fond . . 147
h) Phénomène d'attirance intraspécifique 152
i) Considérations écologiques générales 154

D. — Parasites et Épibiotes des *Pyuridae*. 157

IV. — CONCLUSIONS 165

APPENDICE
Éléments d'un catalogue des *Puyridae*. 167
BIBLIOGRAPHIE 192

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Si la Zoologie prit naissance en Suède avec LINNÉ, l'étude des Ascidies fut, à ses débuts surtout, l'œuvre de chercheurs français. Tout le XIX^e siècle fut pour les Ascidiologues une période de tâtonnements. Les principales étapes de nos connaissances sur ce groupe furent franchies grâce à SAVIGNY qui, le premier, unit les Ascidies composées aux Ascidies simples, à LAMARCK qui créa la classe des *Tunicata* et à MILNE-EDWARDS. Puis la recherche des Ascidies ne fut plus qu'une tâche annexe des Malacologistes.

C'est LACAZE-DUTHIERS qui, vers 1870, reprit l'étude des Ascidies avec un souci de précision qui a rarement été égalé depuis. Il entraîna dans son sillage DELAGE, GIARD, LAHILLE, ROULE, MAURICE, PIZON, et CAULLERY, dont la plupart prirent l'étude des Ascidies pour sujet de leur thèse. LACAZE-DUTHIERS s'était réservé les Ascidies simples, ses successeurs étudièrent surtout les Ascidies composées.

Après cette brillante période, au cours de laquelle les grandes lignes de la systématique et de la faunistique des côtes d'Europe furent débrouillées, les recherches sur les Ascidies sombrèrent en France dans le marasme le plus complet.

Vers 1925, une nouvelle école de Zoologie fit son apparition. Les chercheurs s'intéressèrent à nouveau aux Ascidies : il en est résulté une Faune de France (HARANT et VERNIÈRES 1933). Depuis, seul PÉRÈS étudia quelques Ascidies méditerranéennes.

C'est justement au moment où s'éteignit la flambée de travaux sur les Ascidies provoquée par LACAZE-DUTHIERS et les travaux du russe KOWALEVSKI que s'ouvrit l'ère des grandes expéditions. La France n'y participa pas et le matériel énorme qui fut récolté fut étudié par des auteurs anglais, allemands ou hollandais. Les auteurs français n'eurent pas accès à ces magnifiques collections et bien qu'ils aient posé les bases de la systématique ils restèrent en dehors du courant général.

Depuis cette époque les chercheurs français ont accumulé un retard énorme, à tel point que les collections du Muséum, celles des Expéditions du Commandant CHARCOT et la rédaction du « chapitre Ascidies » du traité de GRASSÉ furent confiées à des auteurs hollandais ou belges.

Cet écart entre la connaissance des Ascidies en France, et le niveau général des connaissances dans ce domaine ne cessa de s'accroître. Lorsque les zoologistes français orientèrent leurs recherches sur l'écologie marine, le besoin d'une meilleure connaissance des Ascidies ne se fit pas sentir tout de suite : grâce à la prospection intensive des côtes au voisinage des Laboratoires marins, effectuée par leurs fondateurs dans les dernières années du XIX^e siècle, les Ascidies semblaient bien connues. De plus une « Faune de France » existait.

Depuis une cinquantaine d'années les côtes européennes n'ont plus fait l'objet de prospections systématiques. Si l'on consulte la liste des espèces connues à proximité des grands laboratoires marins on constate

Source : MNHN, Paris

que la plupart des espèces rares ont été signalées entre 1870 et 1900; depuis, elles sont devenues introuvables. Une double évolution de la technique de recherche est en cause.

Très vite les chercheurs de ces laboratoires ont découvert des fonds riches en espèces ou en individus. Ainsi chaque laboratoire et surtout chaque patron du bateau d'un laboratoire connaît quelques points précis où les chercheurs se procurent le matériel dont ils ont besoin. Et il est exceptionnel qu'un coup de drague soit effectué ailleurs qu'en des points déjà exploités.

L'ensemble de la faune européenne apparaissant bien connue puisqu'il existe des faunes, des clefs permettant sans faire de bibliographie complète de déterminer les espèces abondantes ou spectaculaires, 99 % des travaux s'orientent vers la biologie, la physiologie ou l'écologie de quelques centaines d'espèces, dont tout le monde connaît, ou croit connaître, le nom scientifique.

Heureusement, depuis quelques années, la prospection, cette fois systématique, a été reprise. Malheureusement, en ce qui concerne les Ascidies, il est presque toujours possible de trouver, dans une faune, une espèce à laquelle elles ressemblent.

Dans les régions où il n'existe pas de Faune, les collections sont envoyées à des spécialistes. De cette manière certaines régions, l'Afrique du Sud ou le Japon, par exemple, sont remarquablement connues. Le nombre de petites espèces, ou de groupes aberrants paraît alors beaucoup plus important qu'en Europe ou en Amérique.

Ainsi en France, on ne connaissait, il y a quelques années, qu'une seule *Pyuridae* n'appartenant pas aux genres communs : *Bolteniopsis*. Notre prospection nous a permis de trouver, en France même, trois genres inconnus comprenant sept espèces.

La majorité des chercheurs, orientés vers l'écologie ou la recherche des « Associations faunistiques » se sont aperçus que les Ascidies étaient mal connues. Ils n'en ont donc donné que des déterminations approximatives en se référant, soit à la « Faune de France », soit aux travaux valables mais anciens des auteurs du XIX^e^ siècle. Les rares zoologistes qui ont voulu tenter de raccorder les espèces européennes aux espèces connues dans le reste du monde ont reculé devant la masse de la bibliographie, et le problème n'a pas été résolu.

Au cours de nos premiers travaux, orientés vers la faunistique générale et l'écologie, nous nous sommes aussi heurté à ce problème. Travaillant sur un milieu défini : les « fonds à Mierocosmes » du golfe du Lion, nous nous sommes limité aux *Microcosmus*. La découverte de *Pyuridae* interstitielles nous a montré l'intérêt qu'il y avait à reprendre l'étude des Ascidies européennes.

Nous nous sommes engagé dans la constitution d'une bibliographie à l'échelle mondiale. Il nous est apparu alors que les dernières tentatives pour établir une synthèse de connaissances sur les Ascidies et pour tenter d'en comprendre l'évolution dataient de 1909. Depuis cette date l'ensemble des travaux sur les Ascidies ne représente qu'une masse de descriptions d'espèces. Or, depuis 1909 de nombreux types nouveaux d'Ascidies, en particulier celles des grands fonds, de l'Antarctique, du Japon, etc... ont été découverts.

La difficulté de récolte des espèces rares et des espèces primitives, qui forment les pivots de l'évolution, nous a très vite montré que la révision générale des Ascidies était un travail de très longue haleine. Nous nous

Source : MNHN, Paris

sommes donc limité volontairement à une famille, celle qui paraissait la plus compliquée et la plus riche en formes aberrantes : les *Pyuridae*.

Nous avons tenu, au cours de nos séjours dans les laboratoires marins, à récolter personnellement les *Pyuridae*. Nous avons voulu, autant que possible, les voir *in situ* et les prélever dans leur milieu à l'aide du scaphandre-autonome *COUSTEAU-GAGNAN*. Nous avons toujours eu le souci de ne pas les étudier d'un point de vue exclusivement systématique. Nous avons donc accordé la plus grande attention aux conditions de vie et á la répartition de ces espèces dans les différents milieux.

***

Avant de commencer l'exposé de mes méthodes et de mes résultats j'ai à cœur d'exprimer ma profonde gratitude á tous ceux qui m'ont permis de mener à bien ce travail.

A Monsieur le Professeur M. PRENANT, président de ce jury.

A Monsieur le Professeur P. DRACH qui, plus qu'aucun autre, a contribué à me donner la passion de la biologie marine.

A Monsieur le Professeur C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, qui m'a accueilli très tôt dans son équipe et a su transformer l'étudiant que j'étais, en un chercheur, en m'accordant une confiance totale pour l'entreprise d'une révision qui s'annonçait difficile. Il a su entretenir mon enthousiasme.

A Monsieur le Professeur G. PETIT qui a mis á ma disposition les puissants moyens de travail du Laboratoire Arago.

Ma reconnaissance va aussi aux Directeurs de tous les Laboratoires marins que j'ai fréquentés : A Monsieur le Professeur G. TEISSIER qui, malgré l'encombrement de son laboratoire de Roscoff, m'a toujours accordé la possibilité de poursuivre un travail de prospection que j'avais entrepris.

A Monsieur le Docteur B. SWEDMARK, Directeur du laboratoire de Kristineberg, pour son accueil et les facilités de travail qu'il m'a accordées.

A Monsieur les Professeurs G. THORSON d'Helsingor, H. BRATTSTRÖM d'Espegrend et M. LA GRECA de Catane.

Je remercie aussi les Ascidiologues qui m'ont confié une partie de leurs collections, Monsieur le Professeur J. M. PÉRÈS (Marseille), M. ILLG (Seattle), H. ABBOTT (Berkeley), M. TOKIOKA (Japon).

Sans les patrons et l'équipage des bateaux «PROFESSEUR LACAZE-DUTHIERS» et «NEREIS» de Banyuls, «PLUTEUS II» et «MYSIS» de Roscoff, «OPHELIA» d'Helsingor, «NEREIS» et «STAN LOVEN» de Kristineberg et «FRIDJOF NANSEN» d'Espegrend, ce travail n'aurait pas été possible. Qu'ils soient remerciés ici de leur complaisance.

Je tiens à remercier aussi Monsieur CL. POIVRE, dessinateur, qui a exécuté pour moi trois habitus d'Ascidies.

Mes collégues de Nancy et de Brunoy et tous mes amis permanents dans les laboratoires marins ont toujours su préserver un climat amical, je les en remercie.

Enfin, le Centre National de la Recherche Scientifique m'a accordé au cours de l'été 1962 une mission en Scandinavie qui m'a permis de récolter un très important matériel.

Source : MNHN, Paris

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Nous avons préféré, dans la mesure où cela nous était possible, récolter les échantillons directement dans leur milieu grâce à la plongée, afin de les obtenir dans le meilleur état possible.

Les Ascidies destinées à une étude morphologique doivent en premier lieu être placées en eau de mer courante pour obtenir leur épanouissement. La circulation de l'eau est ensuite interrompue pour pratiquer l'anesthésie des Ascidies.

Pour les endormir, nous avons employé plusieurs méthodes :

— l'asphyxie, sans ajouter de produits à l'eau de mer, jusqu'à la mort des animaux, est une méthode longue mais qui donne souvent de très bons résultats en pays chauds surtout. Pour utiliser cette méthode, il faut une collection importante, une grande partie devenant inutilisable.
— le chlorure de magnésium 7 °/₀₀ en eau de mer ou 75 °/₀₀ en eau douce, donne des résultats assez bons pour des Ascidies de taille moyenne.
— le menthol ajouté à la surface du bac d'élevage donne en pays chauds ou tempérés de bons résultats pour toutes les *Pyuridae*.
— le MS 222 ne convient que pour les très petites espèces.

Aucun de ces anesthésiques ne donne des résultats parfaits dans tous les cas.

La fixation s'effectue au formol neutre à 4 % dans l'eau de mer. Une fois la fixation terminée (2 à 3 jours) il est nécessaire de changer la solution. On conservera les *Pyuridae* au formol neutre à 4 % dans l'eau de mer. L'alcool est formellement déconseillé.

Après la fixation, les Ascidies sont disséquées. Il faut :

— Enlever la tunique.
— Ouvrir le manteau et la branchie en partant du siphon buccal et en suivant la ligne médioventrale.
— La branchie doit être prélevée en entier en coupant les uns après les autres les ponts dermatobranchiaux.

Des fragments de la branchie sont prélevés en différents points caractéristiques : fragment de pli, espace entre deux plis, partie postérieure, etc. Les plis branchiaux ont été fendus sur toute leur hauteur. Il faut couper à l'aide de microciseaux toutes les cloisons transverses.

Si l'on veut étudier le sommet du pli on doit étaler la branchie une fois le pli fendu et la fixer solidement.

Si l'on désire examiner seulement la face du pli, il faut, après avoir fendu le pli, couper l'une des faces à 1 ou 2 sinus du sommet du pli.

Les fragments de branchie ainsi préparés ont été :

— Lavés à l'eau distillée.
— Colorés cinq à dix minutes dans l'Hémalun acide de Masson.
— Différenciés dix minutes à l'eau du robinet ou dans une eau légèrement alcaline.
— Déshydratés à l'alcool 95° (dix minutes).
— Déshydratés à l'alcool butylique (dix minutes).
— Montés au baume du Canada.

Source : MNHN, Paris

Des essais ont été faits à l'aide d'autres colorants : Vert lumière, Iode, Carmin acétique, etc. mais les meilleurs résultats ont toujours été obtenus à l'aide de l'Hémalun acide de Masson.

Pour les très petites Ascidies il est souvent utile de colorer rapidement le manteau, le tube digestif et les gonades (trois minutes dans l'hémalun de Masson).

L'observation des conduits génitaux, des endocarpes et des papilles hépatiques en est souvent facilitée.

Les tentacules coronaux peuvent être colorés de la même manière et montés en lame creuse.

La tunique interne des siphons, qui porte les spinules, est prélevée, éclaircie à l'aide du liquide de Marc André, et montés dans la gomme au chloral.

L'ensemble des dessins des branchies de *Pyuridae*, à l'exception de celui d'*Hartmeyeria* sp. ont été effectués à la chambre claire (Tube à dessin Wild).

Source : MNHN, Paris

II. LA FAMILLE DES *PYURIDAE*

A. — HISTORIQUE

1) Historique de la classe des *STOLIDOBRANCHIATA*, Lahille.

Linné fut le fondateur de la systématique, mais bien avant lui l'individualité des grands ensembles zoologiques avait été reconnue. Pourtant les Ascidies firent exception : Linné plaçait les Ascidies simples parmi les Mollusques et les Ascidies composées dans les Zoophytes.

En 1816 J. C. de Savigny établit le premier l'unité du groupe des Ascidies pour lequel J. B. de Lamarck créait la même année la classe des *Tunicata*. Cette classe faisait partie des Mollusques acéphales, placée au voisinage des Lamellibranches. Enfin les travaux de Kowalevski de 1868 à 1872 démontrèrent la parenté des Ascidies et des Vertébrés. Cette découverte, objet à l'époque de farouches controverses, suscita de très nombreux ouvrages remarquables sur la structure et le développement de ce groupe. Ce fut Lahille en 1880 qui obtint de peu le privilège de définir les grandes lignes de la systématique, telles qu'elles sont admises à ce jour.

A vrai dire, Savigny en 1816 avait implicitement défini les Stolidobranchiates en créant les genres *Cynthia* et *Boltenia*. Ils étaient séparés des *Ascidia* (sensu Savigny) par un faisceau de trois caractères : la dureté de la tunique, un sac branchial plissé longitudinalement et l'absence de papilles sur les mailles du tissu respiratoire.

Le genre *Boltenia* Savigny 1816 groupait des espèces pédonculées dont Savigny ne put examiner qu'un exemplaire en très mauvais état à tel point qu'il ne put compter le nombre des plis branchiaux et observer la glande hépatique. Il désignait la *Vorticella ovifera* de Linné comme générotype.

Le genre *Cynthia* Savigny 1816 fut beaucoup plus nettement défini. La plupart des espèces qu'il y incluait provenaient du golfe de Suez. Les espèces européennes furent décrites d'après Cuvier et Linné. Savigny divisait le genre *Cynthia* en quatre tribus :

— Les *Cynthiae simplices;* possédant plus de huit plis branchiaux (de douze à dix-neuf), à tentacules composés, à foie distinct avec au moins deux gonades, une de chaque côté. Cette tribu correspond aux genres *Pyura, Microcosmus,* et *Halocynthia* (au sens actuel de ces genres).

— Les *Cynthiae caesirae;* à branchie à plus de huit plis (généralement quatorze) à « réseau interrompu, dessinant sur le bord flottant des plis principaux une suite de festons » (ce qui correspond aux sommets des infundibula), à foie distinct, avec au moins une gonade de chaque côté. Cette tribu correspond à la famille des *Molgulidae* (au sens actuel).

— Les *Cynthiae styelae;* à branchie « marquée seulement de huit plis (quatre de chaque côté) », à tentacules simples, à tube digestif non pourvu d'un organe hépatique différencié mais possédant une côte longitudinale dans tout l'intestin, à plusieurs gonades, au moins une de chaque côté. Cette

Source : MNHN, Paris

tribu correspond aux genres *Styela*, *Cnemidocarpa* et à la majorité des *Polycarpa* (au sens actuel).

— Les *Cynthiae pandociae*, qui ne se distinguent de la précédente tribu que par « un ovaire unique, situé du côté de l'abdomen, et compris dans l'anse intestinale ». Les deux espèces décrites dans cette tribu sont difficilement identifiables. Il est possible que l'une corresponde à une *Styelidae* composée (sensu SLUITER 1895), dont SAVIGNY n'aurait trouvé qu'un exemplaire rejeté par la mer, et l'autre à une *Ascidia* (sens actuel) très aplatie et couverte de sable (un peu analogue à la forme *mollis* d'*Ascidia mentula*).

Ce travail représentait la première étude d'ensemble sur les Ascidies simples. A tous points de vue elle était remarquable de précision. L'ordre et les trois familles de Stolidobranchiates se trouvaient d'ores et déjà définis.

Durant la plus grande partie du XIX^e^ siècle, jusque vers 1880, aucun travail d'ensemble ne fut publié sur les Ascidies simples. Il est possible de diviser les auteurs de cette époque en deux groupes. Les premiers suivirent la nomenclature de SAVIGNY; transformant en genres les tribus de cet auteur, ils décrivirent des espèces des genres *Bollenia*, *Cynthia* (au sens des *Cynthiae simplices* de SAVIGNY 1816), *Caesira* (au sens des *Cynthiae caesirae* de SAVIGNY 1816), *Styela* (partie des *Cynthiae styelae* de SAVIGNY 1816) et *Pandocia* (non les *Cynthia pandociae* mais une partie des *Cynthiae styelae* de SAVIGNY 1816).

Les seconds, plus nombreux, publiérent isolément des descriptions de genres et d'espèces nouvelles, sans trop se soucier de leurs prédécesseurs. Les descriptions étant aussi insuffisantes que la bibliographie, la plupart des espèces décrites à cette période ne sont pas reconnaissables. Exceptionnellement dans le cas de la *Pyura chilensis* Molina 1782, générotype familial, un détail de la description permet de reconnaître l'espèce avec certitude : c'est l'Ascidie comestible du Chili!... Ce cas est très rare.

Les descriptions précises, régulièrement accompagnées de figures, commencèrent à être publiées vers 1870 par les grandes expéditions. Mais durant une longue période (jusque vers 1915) un grand désordre régnait dans la nomenclature. Chaque auteur utilisait sa propre systématique, et ses propres noms de genre. De plus, le contenu des genres n'était pas le même pour les différents auteurs. Peu à peu, pendant que les familles se différenciaient, s'établissaient certains usages pour nommer les espèces et c'est ce qui est admis aujourd'hui. Les noms de genres n'ont pas toujours été décernés en accord avec les règles actuelles de la nomenclature. Nous verrons, dans la suite de cet exposé que les noms des genres ont été fixés dans leur sens actuel entre 1909 et 1920. Depuis cette époque, ils sont universellement admis. Nous proposerons donc pour tous ces genres, afin de ne pas encore compliquer les problèmes de nomenclature des *nomina conservenda* pour « acceptation générale » (article 40-a du Code de nomenclature).

Parallélement à cette évolution des noms, la diagnose et le contenu des genres évoluaient sans cesse. Les premiers auteurs, habitués à disséquer les animaux, se sont aperçus que les grandes lignes de la morphologie interne restaient constantes; par exemple toutes les *Stolidobranchiata* possèdent : plis branchiaux, tube digestif à gauche et gonades des deux côtés. Les Ascidies étant considérées comme des Mollusques, il était normal de fonder les divisions systématiques sur des caractères de morphologie

Source : MNHN, Paris

externe, puisque de la même façon la forme de la coquille servait à classer les Mollusques.

Peu à peu les auteurs s'apercevant de l'importance de l'anatomie interne modifièrent leur point de vue et fondèrent les genres sur la morphologie interne. Ainsi le genre *Bollenia* sensu SAVIGNY comprenait à l'origine toutes les Ascidies simples pédonculées, puis son contenu se vit réduit aux Ascidies pédonculées à branchie pourvue de stigmates, enfin à l'heure actuelle aux *Pyuridae* à stigmates transverses pédonculées ou non. Chaque auteur a donné une définition de ces genres pour y introduire toutes les espèces qu'il jugeait bon d'y mettre. Ainsi certaines espèces décrites entre 1880 et 1915 ont porté les noms successifs de *Cynthia*, *Halocynthia*, *Tethyum* et *Pyura*, ces genres étant pris au sens des divers auteurs de cette époque, et pour peu qu'elles fussent pédonculées de *Bollenia*. Certaines de ces espèces, dispersées entre ces genres, ont été reclassées ou redécrites depuis. Cependant la morphologie externe était encore considérée comme importante puisque des *Pyura* pédonculées ont encore porté le nom de *Bollenia* sensu SAVIGNY 1816 jusque vers 1935.

Nous nous sommes donc attaché, dans l'appendice, à répartir dans les genres actuels toutes les espèces décrites à partir de 1870.

2) Origine de la famille des *PYURIDAE*.

A l'époque où les descriptions correctes commencèrent (environ 1870), l'ensemble des Stolidobranchiates formait un magma non différencié. La division en familles et en genres de ce stock d'espèces fut une œuvre de longue haleine à laquelle participèrent tous les grands ascidiologues de la fin du XIX[e] siècle : HERDMAN, HARTMEYER, MICHAELSEN, SLUITER et LACAZE-DUTHIERS. Les *Molgulidae*, pour leur organe rénal différencié et leurs stigmates spiralés, furent individualisées par LACAZE-DUTHIERS dès 1877. Puis, SLUITER, en 1895, extrayait du reste des Stolidobranchiates les *Styelidae*, famille possédant au maximum quatre plis branchiaux, un estomac rayé, et des tentacules simples.

Dès cette date, théoriquement du moins, ce qui allait former les *Pyuridae* se trouvait défini par la non appartenance aux deux autres familles. L'hétérogénéité de ce reste n'incita pas les auteurs à créer tout de suite une famille. Le vieux nom de *Cynthiadae* au sens des *Cynthiae simplices* de SAVIGNY 1816 (synonyme au départ de Stolidobranchiates) allait leur rester jusqu'à ce que l'on s'aperçut que le genre *Cynthia* était préoccupé par un Lépidoptère. VERRILL en 1879 créa de toutes pièces le terme d'*Halocynthiidae* mais sans succès. HUNSTMAN en 1912 réexhuma le vieux genre *Tethyum*. Là le générotype n'appartenait pas à la famille et, de plus, le terme était préoccupé par une Éponge.

Enfin, HARTMEYER en 1908 découvrit, sous plus d'un siècle de poussière, la vieille *Pyura chilensis* Molina 1782. Le terme de *Pyura* qui n'avait jamais été utilisé entre 1782 et 1906 fut employé pour le genre et pour la famille. Donc en 1908 la famille des *Pyuridae* fut définitivement instaurée (1).

---

(1) La désignation du genre monospécifique *Pyura* Molina 1782 par HARTMEYER 1908 comme genre type de la famille tenait compte de l'antériorité du terme de *Pyura*. Ce nom oublié depuis plus de cent ans aurait dû être classé dans les *nomen oblidum* (article 23-b). Mais depuis 1920 son acceptation est générale (article 40-a); nous proposons donc de le valider définitivement (article 23-b-III du Code de Nomenclature).

Source : MNHN, Paris

A l'origine, les *Pyuridae* au sens de HARTMEYER 1909-11 formaient un ensemble de genres très hétérogènes comprenant :

— Les *Pyuridae* typiques : genres *Pyura* Molina 1782 (Hartmeyer 1906), *Microcosmus* Heller 1878, *Cynthiopsis* Michaelsen 1904 (ce dernier genre est considéré dans ce travail comme un synonyme de *Pyura*).

— Les *Pyuridae* pédonculées (*Bolleniinae* au sens d'HERDMAN 1881) : les genres *Bollenia* (au sens de SAVIGNY 1816) et les genres pédonculés sans stigmates, soit : *Culeolus* Herdman 1881, *Fungulus* Herdman 1881, *Eupera* Michaelsen 1904; le genre *Cystingia* (au sens de HERDMAN 1881) y était inclus, il est maintenant rattaché aux *Molgulidae*.

Peu à peu, d'autres genres et espèces décrits auparavant et classés soit chez les *Styelidae*, soit chez les *Molgulidae*, ont été inclus dans les *Pyuridae* :

— le genre *Balhypera* Michaelsen 1904 (Ex-*Styelidae* ou *Molgulidae* suivant les auteurs).

— le genre *Cralostigma* Monniot C. et Monniot F. 1961 (Espèce type décrite dans le genre *Caesira* = *Molgula*).

— le genre *Liouvillea* Sluiter 1927 (Ex-*Styelidae*).

Parallèlement, dès 1891, des genres ou des sous genres ont été créés pour grouper des espèces ou des groupes d'espèces souvent aberrants : *Bolleniopsis* Harant 1927, *Ctenyura* Van Name 1918, *Forbesella* Herdman 1891, *Forbesia* Lacaze-Duthiers et Delage 1892, *Halocynthia* Verrill 1879 (au sens de *Telhyum* sensu HUNTSMAN 1911), *Hartmeyeria* Ritter 1913, *Heterostigma* Ärnbäck-Christie-Linde 1924, *Hyalocynthia* Oka 1930, *Herdmania* Lahille 1886, *Paracynthia* Ärnbäck-Christie-Linde 1938, *Podocynthia* Oka. 1929 et *Rhabdocynthia* Herdman 1891.

En tout 23 genres qui, parfois, ont été regroupés.

3) Division des *PYURIDAE* en genres.

Pendant que les auteurs cherchaient à diviser en familles le vieux genre *Cynthia*, au sens de SAVIGNY 1816, la notion de genres commençait à se préciser.

L'énorme genre *Cynthia* dérivé des « *Cynthiae simplices* » de SAVIGNY 1816 comprenait des espèces si différentes que des divisions devinrent nécessaires. En 1878 HELLER isolait le genre *Microcosmus* créé en souvenir de l'*Ascidia microcosmus* de CUVIER 1815. La différence invoquée par HELLER, le raphé en forme de lame continue, reste en grande partie valable. Le générotype désigné : *M. vulgaris* Heller 1878 correspond à une partie de l'*Ascidia microcosmus* de CUVIER. Le genre *Cynthia* ainsi réduit comprenait encore quelques *Styelidae* et les *Pyuridae* typiques.

Le genre *Styela* au sens des *Cynthiae styelae* de SAVIGNY 1816 se détacha assez vite, mais de grosses erreurs d'attribution d'espèces se poursuivirent jusqu'à la fin du siècle (1).

---

(1) Les *Cynthiae styelae* de SAVIGNY 1816 ne furent utilisées sous le nom de *Styela* que par peu d'auteurs. La limitation à une gonade de chaque côté donnée par SAVIGNY et prise au pied de la lettre, excluait de ce genre la plupart des *Styelidae*. Curieusement celles-ci, et en particulier tous les *Polycarpa* actuels, furent groupées dans le genre *Pandocia* dérivé des *Cynthiae pandociae*, malgré la précision donnée par SAVIGNY : une seule gonade, située à gauche dans l'anse intestinale.

Source : MNHN, Paris

Le reste des *Pyuridae* typiques se divisa en deux : les pédonculées sous le nom de *Boltenia*, les espèces sessiles furent promenées de genre en genre, de *Cynthia* en *Tethyum*, d'*Halocynthia* en *Pyura*. Les distinctions entre les genres ne se fondant que sur l'aspect externe.

Ce fut par un heureux hasard (1) que l'auteur canadien HUNSTMAN, qui ne connaissait que les espèces locales, parvint à mettre de l'ordre dans la famille en s'appuyant sur la forme des gonades.

HUNSTMAN en 1911 définit les genres :

— *Boltenia* Savigny 1816, générotype désigné *Vorticella ovifera* Linné 1767, espèces à stigmates transverses;

— *Pyura* Molina 1782, générotype désigné *Pyura chilensis* Molina 1792, espèces à raphé découpé en languettes et à gonades massives ou en grappes.

— *Tethyum* Gunner 1782, générotype désigné *Ascidia papillosa* Linné 1767, espèces possédant des gonades en forme de U disposées à cheval sur le tube digestif. Le terme de *Tethyum* fut plus tard abandonné et remplacé par *Halocynthia* Verrill 1879, la diagnose restant la même.

Ces trois genres étaient présentés comme des *nomina conservanda* et pris dans un sens nouveau. Les diagnoses s'appliquaient strictement aux espèces canadiennes. Les Ascidiologues vivant à cette époque admirent en général cette nouvelle classification.

Ces auteurs et leurs successeurs ont classé, dans ces genres étroitement définis par HUNSTMAN, un nombre impressionnant d'espèces sans agrandir explicitement la diagnose des genres. Il est évident que l'introduction d'espèces tropicales dans des genres étroits, conçus pour des espèces arctiques, a provoqué un débordement de leurs limites. Nous sommes donc amené à repréciser les définitions de manière à permettre l'introduction de toutes les espèces qui appartiennent naturellement à un genre.

4) Compréhension de la famille en 1964.

Depuis 1911 la structure de la famille n'a pas été remise en question. Comment se présente-t-elle ?

C'est un ramassis de genres n'appartenant ni à l'une, ni à l'autre des deux familles bien typées que sont les *Styelidae* et les *Molgulidae*. Les morphologies externe et interne subissent des variations considérables. De 1,5 mm à 25 cm, lisse ou richement ornementé, couvert de sable ou non, à tunique fine et transparente ou très dure et supportant toute une faune, sessile ou prolongé par un invraisemblable pédoncule de plus d'un mètre de long, aucun habitus moyen n'est définissable.

Les *Pyuridae* se rencontrent depuis la zone des marées jusqu'à 9.000 mètres de profondeur, des pôles jusqu'à l'équateur, des vases molles aux substrats les plus durs ou les plus incongrus.

Aucune structure n'est commune à toutes les *Pyuridae*, ni les gonades,

---

(1) HUNSTMAN a eu une chance : les espèces récoltées sur les Côtes du Canada représentent des types très variés, ce qui lui a permis de créer de nombreux genres. Les espèces utilisées par cet auteur correspondent heureusement aux types moyens des genres actuels. Des tentatives analogues faites dans les mêmes conditions pour les *Styelidae* et les *Molgulidae* n'ont pas abouti.

Source : MNHN, Paris

ni les tentacules, ni le tube digestif. La branchie sur laquelle s'appuie pourtant la systématique des Tuniciers ne révèle nulle part pareille variabilité.

C'est surtout dans l'aspect et le groupement des stigmates que l'amplitude de la variation va se révéler. Les stigmates sont transversaux comme chez les Pyrosomes, ou spiralés dans la partie antérieure et transversaux dans la partie postérieure, ou entièrement spiralés comme ceux des Molgules, ou longitudinaux dans toute la branchie, ou encore n'existent pas (la lame fondamentale ayant disparu) la branchie se réduit alors à un entrecroisement de sinus.

Enfin, et ceci est d'une grande importance, tous les grands genres possèdent au moins 5 à 10 % d'espèces à caractères aberrants : manque de gonades d'un côté, gonades de forme et de structure uniques, gonochorisme, dissymétrie de l'appareil branchial, absence de ciliation branchiale, etc.

Mais pourtant cette profusion de formes, cette pullulation d'espèces aberrantes peuvent être expliquées, et une phylogénie peut être établie grâce au caractère le plus variable : la branchie. C'est la découverte d'un groupe de petites formes interstitielles ou semi-interstitielles qui a permis de trouver la charnière expliquant cette évolution. Ceci fera l'objet d'un chapitre ultérieur.

Cette famille des *Pyuridae*, conçue au départ comme un « groupe tiroir », possède certainement un ancêtre commun. L'étude que nous en avons faite nous a convaincu qu'il s'agit d'un groupe naturel. Au sein de ce groupe il existe néanmoins plusieurs directions évolutives. C'est la morphologie fine qui permet de donner des preuves de la parenté des différentes lignées. Avant d'en entreprendre une étude détaillée, nous avons tenu à étudier et à juger de la valeur des différents caractères sur lesquels nous nous appuierons.

Source : MNHN, Paris

B. — VALEUR ET LIMITES DES CRITÈRES MORPHOLOGIQUES

1) Variabilité des caractères morphologiques.

Pour décrire les nombreuses espèces de *Pyuridae* la morphologie de tous les organes a servi : branchie, tentacules, gonades, etc. Les auteurs en ont précisé les formes, l'implantation et le nombre d'éléments. Très souvent ils se sont attachés à donner un nombre précis, ou une forme définie à des caractères faciles à mettre en évidence et pourtant extrêmement fluctuants.

Herdman, auteur d'une des très rares publications traitant de la variabilité spécifique des Ascidies (*Ascidia mentula* à Liverpool) (1) n'omet jamais de préciser le nombre de tentacules coronaux, de sinus longitudinaux, et la forme du tubercule vibratile, alors qu'il a démontré la grande variabilité de ces caractères. Par contre, dans la majorité de ses descriptions les gonades et la forme du tube digestif ne sont ni décrites ni figurées.

Chaque auteur n'utilise souvent qu'une « panoplie » réduite de caractères, en ne figurant et en ne citant les autres qu'exceptionnellement, et le plus souvent à l'occasion d'un caractère anormal. L'expression « sans caractères particuliers » appliquée au tube digestif et aux gonades revient fréquemment, alors que la forme externe, souvent si peu caractéristique, ou la coloration dans un liquide fixateur non précisé, sont minutieusement décrites. Ainsi, seuls 1/10 à 1/20 des espèces ont été entièrement décrits et figurés. Une description ne doit pas seulement permettre à l'auteur de différencier son espèce de celles précédemment décrites, mais être établie de telle sorte que les auteurs ultérieurs puissent, à partir des détails de la figuration ou de la diagnose, déterminer les espèces à leur tour. L'auteur qui néglige tel détail ne pense pas assez que ce détail pourrait bien un jour être la caractéristique de l'espèce.

La quasi-totalité des espèces est donc définie par deux ou trois traits précis mais qui, à l'usage, se révèlent souvent fluctuants. **Chez les Ascidies il n'existe aucun caractère absolument constant.** Une espèce doit être définie par un faisceau de caractères tous variables à des degrés divers mais dont l'ensemble est spécifique (voir le cas de *Microcosmus exasperatus* page 63).

La description minutieuse de toutes les espèces est une nécessité. De nombreuses confusions viennent de ce que, si une espèce présente un caractère très particulier et que l'on a négligé de décrire complétement le reste de l'animal, toutes les autres espèces qui présenteront le même caractère seront confondues avec la première. D'où la formation d'imbroglios systématiques insolubles par la seule bibliographie. Pourtant, dans un tel cas, l'examen même sommaire des autres caractères permet d'isoler des espèces dans ce groupe. Ces groupes difficiles ont été signalés dans l'appendice.

Il convient donc pour une espèce de donner une description très complète et de préciser la limite de la fluctuation de ses caractères.

---

(1) Herdman (W.-A.), 1882. — On individual variation among Ascidians. *Proc. lit. phil. Soc. Liverpool*, Sess. LXXI.

Source : MNHN, Paris

2) Diversité familiale et générique.

L'examen et l'étude des caractères morphologiques doivent obéir à certaines règles. L'évolution est un phénomène actuel et continu dans le temps. Il ne faut absolument pas considérer que les familles, les genres, et les espèces actuelles sont arrivés au terme de leur évolution. Les espèces ne sont pas des produits parfaits totalement adaptés aux conditions de vie actuelles. Le travail du systématicien consiste à rechercher par quelles étapes est passé un groupe zoologique de manière à en comprendre et en expliquer l'état présent. Malheureusement dans le cas des Ascidies, ce travail ne peut être qu'hypothétique, les fossiles n'existant pas.

Il est habituel de représenter le règne animal sous la forme d'un arbre dont les rameaux figurent les groupes zoologiques. Nous pouvons suivre cette image jusqu'à l'échelle de la famille, du genre, et de l'espèce. Si l'on considère les *Pyuridae* sous cette optique, on s'aperçoit que la famille forme un buisson dont chaque genre est un rameau. Il va être nécessaire de définir les limites de chacun de ces rameaux. Elles vont être données par l'amplitude maximale de diversification de chaque organe ; c'est ce que nous avons appelé la « *diversité* ».

La « diversité » doit être définie organe par organe. Mais pour chaque organe elle va représenter d'une part une évolution dans plusieurs directions, d'autre part une large variation autour de types moyens. La définition de la « diversité » va nous permettre de faire le tour de l'ensemble des possibilités morphologiques de la famille.

La « *diversité familiale* » des *Pyuridae* est énorme et dépasse de beaucoup celle des autres familles d'Ascidies. Aucun caractère n'est l'apanage exclusif de cette famille.

Tout varie : forme extérieure; différences de structures branchiales allant de l'absence de stigmates à la structure complexe de la branchie des grandes *Pyura*; plis méridiens réduits à un sinus ou larges d'un centimètre; nombre de plis allant de quatre à quinze ou vingt de chaque côté; tentacules simples ou ramifiés; organe hépatique rayé comme celui des *Styelidae*, mi-rayé, mi-tubiforme, ou tubiforme; nombre et variété des types de gonades.

Mais pour chaque organe la « diversité » ne va pas être continue dans toute l'étendue des possibilités. Ainsi l'on peut mettre en évidence des discontinuités : il n'existe pas d'intermédiaires entre les espèces ne possédant pas de stigmates et celles qui en présentent, pas plus qu'il n'en existe entre les formes dont la gonade est située à cheval sur l'anse intestinale et celles où elle est logée à côté. Ce sont justement ces discontinuités de la « diversité familiale » qui vont permettre de séparer des genres.

La « *diversité générique* » ne présente plus du tout la même allure que la « diversité familiale ». Alors que celle-ci s'étendait dans toutes les directions et à tous les organes, chaque genre va posséder un ou plusieurs caractères constants alors que la variabilité des autres va devenir extrême. Pour certains organes cette « diversité générique » va atteindre les limites de la « diversité familiale ».

Ainsi :

— chez *Halocynthia* la structure de l'estomac est fixe comme la forme des gonades, par contre le nombre de plis branchiaux et de gonades est très variable;

Source : MNHN, Paris

— chez *Microcosmus* forme externe, nombre et disposition des gonades sont très peu variables, la « diversité » s'exerce sur le nombre et la structure des plis branchiaux;
— chez *Pyura* la structure branchiale est étonnamment fixe, mais tout le reste : forme externe, nombre et structure des gonades, nombre de plis branchiaux, varie dans des proportions considérables. De plus des structures ou des organes nouveaux vont apparaître.

C'est sous cette optique, et en tenant compte des possibilités de « diversité » des différents genres, que les délicats problèmes des espèces intermédiaires devront être examinés. La position systématique souvent fluctuante de nombreuses espèces échappe au cadre formel définissant les genres. Pour classer ces espèces la méthode la plus sûre sera donc de confronter les caractères systématiques aux limites de la diversité générique. On devra rechercher à quelle série de fluctuations appartient le caractère aberrant.

Chaque genre va ainsi apparaître comme l'explosion évolutive d'un ou plusieurs caractères. Les problèmes particuliers qui concernent chacun des genres ne pourront trouver une solution qu'en dépassant leur cadre strict, et en prenant conscience de la multiplicité de leurs tendances évolutives.

3) Variabilité spécifique.

A l'échelon suivant, c'est-à-dire au niveau de l'espèce, il convient de parler de « *variabilité* ». La « variabilité spécifique » des Ascidies est considérable, elle n'a fait l'objet que de trop rares études mais certaines descriptions très complètes en mentionnent les limites. Il convient d'examiner cette « variabilité » sous plusieurs angles distincts.

1° La variabilité fondamentale peut être définie comme la possibilité de variations morphologiques dans une population homogène prélevée sur un fond donné où l'espèce vit dans des conditions écologiques favorables. Elle est faible. Elle ne s'exerce guère que sur la forme du tubercule vibratile et sur le nombre et la disposition des tentacules et des endocarpes. On peut également observer des variations de peu d'amplitude dans le nombre des vésicules sexuelles, dans la forme du tube digestif et de l'organe hépatique, ainsi que dans le nombre des sinus longitudinaux.

Mais la mise en évidence d'un aspect général des gonades, d'une courbure caractéristique du tube digestif, et de rapports entre le nombre des sinus longitudinaux, sur les plis et entre les plis, est toujours facile. Ce sont ces caractères qui, à notre avis, ont la plus grande importance au niveau de la détermination spécifique.

2° La variabilité due au phénomène de maturité sexuelle a l'état juvénile. Toutes les *Pyuridae* acquièrent très tôt un appareil reproducteur fonctionnel. Entre le début de l'activité génitale et l'acquisition de la taille maximale, les dimensions de l'animal sexuellement mûr peuvent varier de un à dix. Certains animaux placés dans des conditions écologiques favorables vont croître très vite; le nombre d'éléments de certains organes tels que les gonades ou la branchie va suivre la croissance avec un certain retard. Ainsi, si deux exemplaires d'une même espèce possèdent le même nombre d'éléments génitaux ou de sinus branchiaux, celui provenant

Source : MNHN, Paris

d'un milieu favorable sera de plus grande taille que celui provenant du milieu défavorable. En systématique, quand on compare des animaux de milieux différents on a tendance à les choisir de même taille. On ne trouvera donc pas le même nombre d'éléments. De plus le développement précoce des gonades peut imprimer au tube digestif une déformation prononcée, et en modifier la courbure caractéristique, par exemple chez *Cratosligma gravellophila*.

La taille d'acquisition des gonades ne sera pas la même pour des échantillons provenant de milieux différents. Si les conditions sont difficiles, la maturité sexuelle apparaîtra à une taille plus réduite.

Il est certain que plusieurs espèces de petite taille, décrites à partir d'un petit nombre ou d'un seul exemplaire « adulte », sont en réalité les formes jeunes d'une grande espèce vivant dans un milieu voisin (voir p. 90 la répartition et l'écologie de *Pyura dura*). Néanmoins il existe de nombreuses espèces de *Pyuridae* qui restent petites. Il y a une taille limite incontestable pour chaque espèce.

3° La variabilité écologique est souvent considérable. Elle est représentée par les différences que l'on peut observer entre des individus vivant dans des milieux différents prélevés dans une aire géographique réduite où l'espèce est bien représentée.

Les principales modifications portent sur la forme et l'aspect externe et, dans une mesure beaucoup moindre, sur la morphologie interne. Cette dernière sera modifiée lorsque les différences dans l'aspect externe commanderont une répartition différente des organes. Cette « variabilité » pour une espèce peu abondante, pour peu que la prospection soit discontinue, peut conduire à de graves confusions. Non seulement on observera une diversification des formes externes mais aussi des convergences morphologiques avec d'autres espèces vivant dans les mêmes milieux.

Les principaux facteurs qui conditionnent cette « variabilité » sont : la profondeur, la luminosité, la turbulence, la turbidité, et surtout la nature et l'abondance des surfaces de fixation.

On peut observer, dans les zones limites, là où les conditions écologiques deviennent difficiles, des variations importantes de la structure des gonades dont le développement se fait souvent mal. Dans ce cas, par rapport à la moyenne de l'espèce, ces modifications paraissent des monstruosités.

Nous appellerons ces formes aberrantes « *monstruosités écologiques* » au contraire des « *monstruosités vraies* » *ou génétiques* que l'on peut observer aussi chez les Ascidies (voir page 19). Ces « monstruosités écologiques » produisent par rapport aux caractères normaux de l'espèce des modifications principalement par simplification. Dans des conditions très défavorables une partie ou même la totalité d'une gonade peut disparaître ou se dédoubler. Les « monstruosités écologiques » provoquent également des malformations du tubercule vibratile, des tentacules et quelquefois de la structure de la branchie.

Deux critères permettent de distinguer à coup sûr ces « monstres écologiques » des monstres vrais ; chez les premiers on peut toujours observer des intermédiaires entre les caractères monstrueux et les caractères normaux de l'espèce. De plus, il est rare dans ce cas qu'un seul organe subisse une modification.

Source : MNHN, Paris

Ces « monstres écologiques » sont presents dans les milieux très défavorables, mais ils n'y sont pas seuls. Il subsiste toujours avec eux des exemplaires normaux réduits ou non. Dans ces milieux l'espèce subsiste en « aire d'expatriation stérile », dans certains Fjords norvégiens, là où des masses d'eau océaniques sont prises dans des poches profondes, isolées de la mer par une couche d'eau douce ou très peu salée qui atteint la profondeur des seuils. Dans ces poches vit une faune réduite. Les Ascidies de ces milieux n'ont jamais été étudiées sous cette optique.

En effet la mer est très peu favorable à la création de populations génétiquement isolées. Même dans les milieux les plus défavorables et les plus isolés il peut arriver des larves qui n'ont pas subi l'empreinte du milieu.

Ces « monstruosités écologiques » representent un dépassement des limites de la « variabilité » normale de l'espèce. Elles doivent être décrites et étudiées à part. Leur étude n'est profitable que si l'on a déjà une connaissance très poussée de l'espèce.

L'abondance des espèces, leur répartition géographique, et leur possibilité de coloniser de nombreux milieux (ou « variation écologique ») dépendent des possibilités d'adaptation écologique de l'espèce.

4° Si la « variabilité écologique » modifie surtout la morphologie externe, la VARIABILITÉ GÉOGRAPHIQUE, elle, va principalement jouer sur la morphologie interne. L'aspect d'échantillons prélevés dans des milieux parallèles, à grande distance les uns des autres, est étonnamment semblable, ce qui confirme la grande importance morphogénétique de l'écologie. C'est surtout sur les rapports entre le nombre de sinus placés sur les plis et entre les plis de la branchie, sur le nombre et l'aspect des tentacules et sur celui des vésicules génitales que va s'exercer une action. Mais elle ne modifiera pas les dispositions et les courbures caractéristiques des organes (voir page 63 le cas de *Microcosmus exasperatus*).

La répartition, et par conséquent la « variabilité géographique », des Ascidies pose un certain nombre de problèmes.

Premièrement il est curieux de constater que contrairement à la plupart des autres groupes zoologiques, les mêmes genres d'Ascidies sont représentés dans toutes les mers du globe. Il semblerait donc que la dispersion des lignées d'Ascidies ait eu lieu à une période extrêmement reculée.

En second lieu, la quasi-totalité des espèces d'Ascidies des fonds rocheux infralittoraux est susceptible d'être transportée par les navires. Certaines espèces ont même pour habitat préférentiel les coques des bateaux. Si les Ascidies, comme nous le verrons dans la seconde partie de cet ouvrage, ont des exigences écologiques très strictes au point de vue de la lumière et des surfaces de fixation, les autres facteurs : température, salinité, etc. leur sont à peu près indifférents. Il est donc très possible que des espèces localisées à une portion de côte avant l'ère de la navigation soient maintenant dispersées dans le monde entier.

Dans ces conditions, il devient très difficile de définir une « variabilité géographique ». Il est pratiquement impossible de savoir dans le cas d'une espèce cosmopolite si les variations que l'on peut observer entre des échantillons prélevés dans des ports situés de part et d'autre d'un océan sont dues à des races géographiques anciennes ou représentent des « variations écologiques » provoquées par les différences inévitables entre les conditions de vie.

Source : MNHN, Paris

Pour ces espèces il serait nécessaire de comparer des collections prises dans de nombreux ports situés de part et d'autre d'un océan avant de pouvoir décider s'il existe réellement des races géographiques.

5° Il existe encore une variation importante chez les Ascidies : c'est la VARIATION TERATOLOGIQUE. Nous avons déjà défini les « monstruosités écologiques » et nous avons vu que l'on pouvait suivre par une chaîne d'intermédiaires les rapports entre le caractère aberrant et le caractère normal. Dans le cas des « monstres vrais » de semblables intermédiaires n'existent plus. Les principales de ces monstruosités proviennent de la suppression ou du dédoublement d'un organe. Plus rarement, et c'est là le cas le plus intéressant, un organe, gonade ou branchie, par exemple, se développe normalement mais selon la forme qui existe dans une autre espèce.

Les exemplaires aberrants sont toujours présents dès que la collection est importante. La proportion des monstres varie dans des limites très larges suivant les lieux de récolte. Des zones maritimes où l'eau est peu renouvelée : fonds de fjords, de baies, lagunes, sont favorables à l'apparition des monstruosités. Contrairement aux modifications produites par des conditions difficiles, les monstruosités vraies apparaissent dans des zones favorables où l'espèce vit en abondance.

Les monstres vrais ne renseignent que peu sur la « variabilité spécifique » mais par contre ils apportent des renseignements précieux sur la « diversité générique ». En effet, dans de nombreux cas, un caractère qui se trouvera monstrueux chez une espèce, sera constant chez une autre. Nous pouvons donc considérer que les monstruosités nous indiquent jusqu'où peut aller la « diversité générique », si nous considérons ces malformations comme des caractères fonctionnels non fixés génétiquement. Ceci est particulièrement vrai dans le cas des branchies, organe vital s'il en est.

Parallèlement les monstres permettent de hiérarchiser les caractères. Les organes les plus souvent touchés ne pourront guère servir à l'établissement de coupures génériques. Un certain nombre d'espèces ou de genres créés pour des exemplaires anormaux vont être éliminés par une telle étude.

4) Notion d'Archétype et importance pratique.

Afin de rendre utilisables ces notions de « diversité » et de « variabilité », nous sommes contraint de définir par opposition ce qui est le plus constant et le plus fondamental dans la famille ou le genre. C'est ce qui, selon nous, appartient aux *Archétypes*. L'archétype du genre dérive directement de l'archétype familial par l'acquisition du caractère générique. Ce caractère représente justement une discontinuité dans « la diversité familiale ».

Pour définir l'archétype il est nécessaire de procéder à une série de trois études : l'une très poussée de la morphologie des espèces primitives, l'autre du développement, la dernière consistant à déterminer un type moyen des espèces évoluées. Ceci permet de mettre en évidence certains caractères fondamentaux. Par exemple, le pli branchial n° 2 des espèces du genre *Cratostigma* est réduit à un seul sinus, or chez le tiers des espèces

Source : MNHN, Paris

évoluées on observe que le pli n° 2 est plus bas que les plis n° 1 et n° 3. La conception de l'archétype en regard de la « diversité » familiale ou générique permet de hiérarchiser les caractères.

Si l'on compare un animal à l'archétype du genre, en tenant compte de la « diversité générique », on fait une remarque intéressante : **Plus le caractère de l'Ascidie évoluée est éloigné du caractère correspondant de l'archétype, plus l'amplitude de la « variation fondamentale » affectant ce caractère est considérable.**

L'archétype des *Pyuridae* possède six plis branchiaux, nous le démontrerons plus loin.

— Lorsqu'une ascidie présente ce caractère primitif il est exceptionnel que le nombre de ses plis puisse manifester une certaine irrégularité (un exemple dans la littérature pour une cinquantaine d'espèces : *Microcosmus curvus* peut présenter un pli supplémentaire incomplet.)

— Les espèces dont le type moyen est pourvu de quatre plis ont toutes la possibilité d'en présenter un cinquième.

— Les espèces qui possèdent plus de huit plis présentent toutes des plis supplémentaires incomplets et souvent en nombre indéterminé.

Ainsi la grandeur de l'écart séparant le caractère évolué du caractère de l'archétype va nous servir d'échelle pour mesurer la confiance que l'on peut accorder à ce caractère. De ce fait, au niveau d'une détermination, si l'espèce étudiée possède six plis branchiaux, on peut délibérément l'écarter de toutes les espèces déjà décrites possédant soit 5 soit 7 plis. Par contre pour déterminer une espèce possédant normalement 8 plis, il faudra toujours tenir compte des espèces à 7 plis.

La variation d'un caractère est indépendante de la variation des autres. La branchie d'une espèce peut être très variable, et les gonades rester fixes. Il est beaucoup plus sûr de se fier à la forme du tube digestif et au nombre de lobes des gonades pour déterminer certains *Microcosmus* à plus de huit plis, plutôt qu'à la branchie.

A cette règle de variation nous devons ajouter un important corollaire. Parmi ses propriétés l'archétype a toujours celle d'être symétrique (exception faite du tube digestif situé à gauche). **Si chez une espèce un caractère montre une diesymétrie**, ce qui correspond à un éloignement de l'archétype, **on ne peut plus se fier à ce caractère dissymétrique.**

— Le type moyen de *Microcosmus claudicans* possède neuf plis branchiaux à droite et huit à gauche. Seul un tiers des échantillons prélevés à Roscoff présentent cette formule idéale. On trouve : 8-8, 8-9, 9-9, 9-10, 9-11, 10-10, 10-11.

— Contrairement à l'archétype des *Pyura*, *P. microcosmus* possède en règle générale deux gonades à droite. Parmi les exemplaires de Roscoff un tiers ne possèdent qu'une seule gonade et quelques spécimens en possèdent trois.

C'est pour ces raisons, et malgré le caractère un peu artificiel de ces archétypes, que nous avons tenu à les déterminer pour la famille et les principaux genres. Nous les croyons indispensables comme compléments aux diagnoses des familles et des genres.

Source : MNHN, Paris

5) Archétype des *PYURIDAE*.

On peut définir l'archétype des *Pyuridae* de la façon suivante :

— Ascidie de petite taille à siphons quadrilobés.
— Tunique pourvue de diverticules sanguins (ampoules vasculaires) formant rhizoïdes.
— Musculature constituée par deux faisceaux de muscles longitudinaux divergeant à partir de deux siphons et de deux séries de muscles circulaires entourant chaque siphon.
— Spinules internes présents dans le siphon buccal.
— Tentacules simples apparaissant par séries de 2 ou puissances de 2, (2 – 2 – 4 – 8 – 16, etc.); possibilité de bourgeonnement des tentacules.
— Raphé découpé en lobes et décalé sur le côté gauche de l'animal (voir formation du raphé chez *Heterostigma*).
— Lame branchiale perforée par de nombreux protostigmates transverses apparaissant dans le sens *antéro-postérieur*. La série de protostigmates est recoupée par six sinus longitudinaux. Entre chaque protostigmate existe un sinus transverse de 1er ordre. Les protostigmates se recloisonnent par bourgeonnement de leurs bords entre les sinus longitudinaux.
— Tube digestif situé à gauche et possédant un estomac à parois différenciées.
— Une gonade de chaque côté, l'apex de la gonade gauche située dans l'anse intestinale.
— Présence de granulations de ptérines dans le sang.
— Possibilité de former des concrétions dans l'ensemble de la masse viscérale (1).

Cet archétype ne se différencie de l'archétype des *Molgulidae* que par de petits détails, la présence de granulations de ptérines et l'apex de la gonade gauche située dans l'anse intestinale. Chez les *Molgulidae* les granulations de ptérines ne sont pas présentes; par contre la fonction excrétrice est assurée par un organe particulier. De plus, à de rares exceptions près, la gonade gauche est située au-dessus de l'anse intestinale.

Ces archétypes se différencient de celui des *Styelidae* par la possibilité de bourgeonnement des tentacules et surtout par le mode de recloisonnement des protostigmates.

6) Les deux lignées de *PYURIDAE*.

La structure de la famille s'organise à partir de l'archétype dans deux grandes directions évolutives :

1) La division des protostigmates s'effectue régulièrement entre les sinus longitudinaux. Chaque sinus longitudinal se divise pour donner six plis branchiaux. Les fragments de protostigmates continuent à se

(1) Chez beaucoup d'Ascidies, en particulier chez les Aplousobranches, la tunique est envahie par des spicules. Quelquefois ces spicules sont formés par des glandes spéciales situées sur les côtés du zoïde, chez les *Didemnidae* par exemple. Fait unique chez les *Stolidobranchiates*, les *Pyuridae* ont la possibilité de former des spicules dans la tunique, la masse viscérale et même la branchie. Cette propriété semble latente dans tous les genres.

Source : MNHN, Paris

découper entre deux sinus longitudinaux. Chaque fragment de protostigmate ainsi isolé va se cliver transversalement plusieurs fois.

Ainsi la branchie va être constituée uniquement de stigmates allongés transversalement.

Cette lignée ne comprend qu'un seul genre *Boltenia* et forme la sous-famille des *Bolteniinae* HERDMAN 1880 prise ici dans un sens restreint.

2) La seconde lignée, les *Pyurinae* (combinaison nouvelle) présente une évolution branchiale tout à fait caractéristique et qui sera étudiée plus loin (p. 37 à p. 55) Chaque protostigmate se divise entre les six sinus longitudinaux pour former six tronçons. Ces fragments de protostigmates vont se spiraliser sous les sinus longitudinaux.

Cette sous-famille, de beaucoup la plus importante, est répandue dans toutes les mers du globe. Sa « diversification » est considérable. Son étude constitue la majeure partie de notre travail.

Source : MNHN, Paris

C. — SOUS-FAMILLE DES *BOLTENIINAE* HERDMAN 1881, SENS NOUVEAU

La sous-famille fut créée en 1881 pour recevoir tous les genres et espèces pédonculés : les genres *Culeolus*, *Fungulus*, *Cystyngia* (le genre appartient en réalité aux *Molgulidae*) ainsi que les *Boltenia* et *Pyura* pédonculés. Comme nous l'avons vu (p. 12) c'est HUNSTMAN en 1911 qui définit le genre *Boltenia* dans son sens actuel. Nous élevons au rang de sous-famille le genre *Boltenia* pris dans un sens légèrement différent de HUNSTMAN.

De cette sous-famille nous donnerons la diagnose suivante :

— *Corps* sessile ou pédonculé.
— *Tunique* généralement couverte de spinules et d'épines.
— *Tentacules* ramifiés.
— *Raphé* en languettes.
— *Branchie* constituée par des sinus longitudinaux bien marqués groupés en plis. Le pli n° 2 est moins élevé que les plis 1 et 3.
Lame fondamentale et sinus transverses de plusieurs ordres présents. Entre deux sinus transverses n'existe qu'un seul stigmate allongé transversalement. Les stigmates transverses n'existent que sous les sinus longitudinaux et s'interrompent entre chaque sinus longitudinal. Il peut se former entre les plis de petits stigmates longitudinaux.
— *Tube digestif* situé à gauche et pourvu d'une glande hépatique différenciée.
— *Gonades* hermaphrodites situées d'un ou de deux côtés, la gonade gauche dans l'anse intestinale.

Cette sous-famille ne contient qu'un seul genre : *Boltenia* Savigny 1816. La diagnose du genre se confond donc avec celle de la sous-famille.

Genre *BOLTENIA* SAVIGNY 1816 (Hunstman 1911), sens nouveau.

Le genre contient huit espèces : quatre dans l'Arctique, une au Japon, une en Afrique du Sud, et deux espèces de position systématique douteuse, l'une en Malaisie, l'autre au Japon. Nous avons eu à notre disposition les quatre espèces arctiques, grâce à l'obligeance de MM. ABBOTT et ILLG. Le générotype est *Vorticella ovifera* Linné 1767 (désignation du type par SAVIGNY 1816).

Boltenia ovifera (Linné) 1767

(fig. 1 et fig. 2)

Pour la synonymie voir : appendice (p. 172).

Cette espèce a une vaste aire de répartition : dans l'Atlantique Nord tout autour du Groenland, sur la côte est du Canada et des U. S. A. jusqu'au niveau du Cap Cod. Elle a été rencontrée en baie d'Hudson et dans le passage du Nord-Ouest. Dans le Pacifique on la trouve dans le détroit de Béring, les Aléoutiennes et la partie Nord de l'île de Sakhaline. Elle manque totalement dans la partie Est de l'Atlantique (côtes scandinaves) et sur la côte russe et sibérienne de l'Océan Glacial arctique.

Source : MNHN, Paris

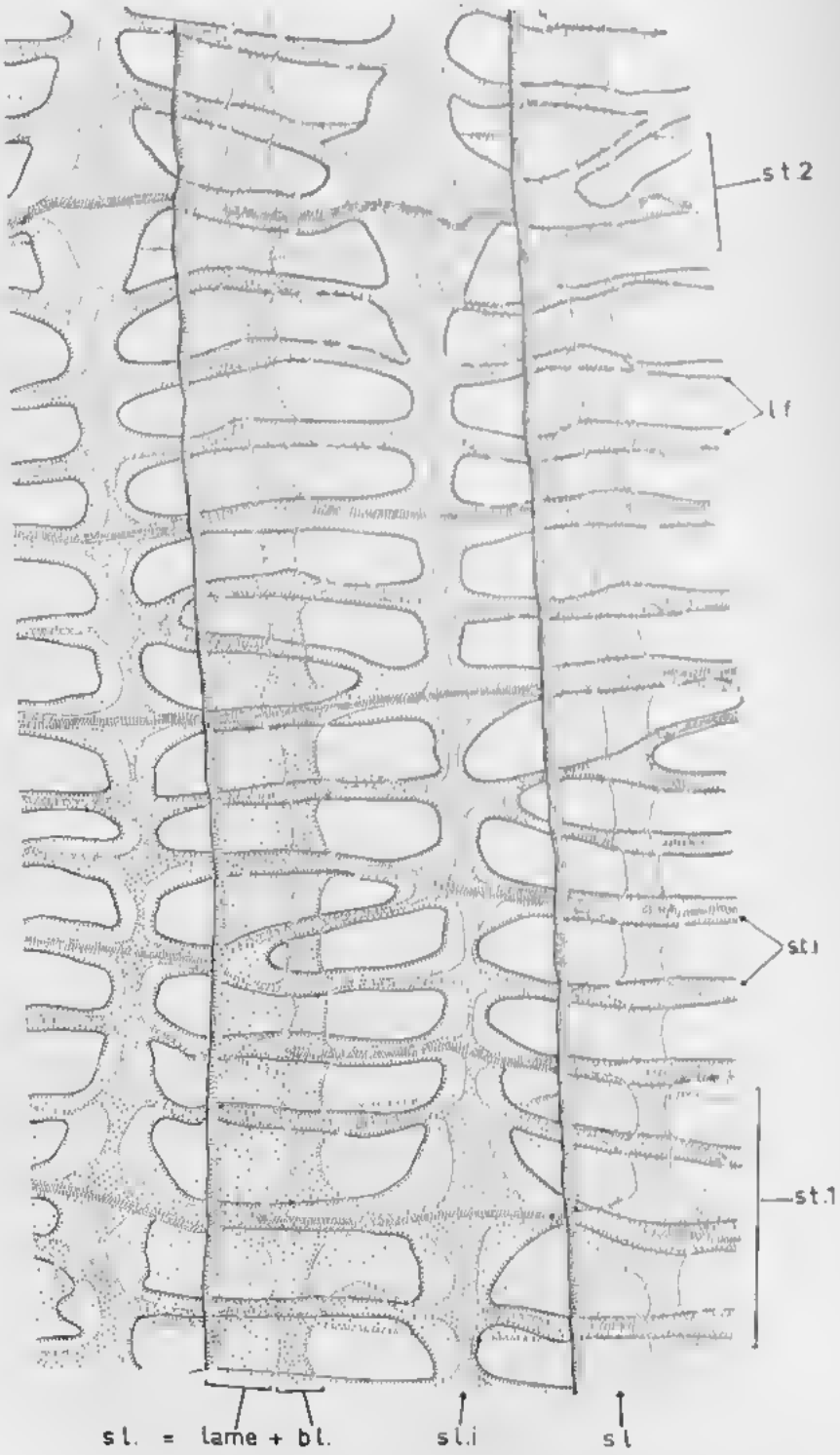

FIG. 1. — *Boltenia ovifera* : détail de la branchie (b.l. : barre longitudinale; lame : lame membraneuse surmontant la barre longitudinale; l.f. : lame fondamentale; s.l. : sinus longitudinal; s.l.i. : sinus longitudinal intermédiaire; s.t.1, s.t.2 : sinus transverses de 1er et de 2e ordre; s.t.i. : sinus transverse interstigmatique).

Source : MNHN, Paris

Les exemplaires que nous avons examinés provenaient, pour les exemplaires atlantiques, de la station 355 du « Président Théodore Tissier » effectuée le 18-5-1951, par 46° 42′ N. et 56° 10′ 30″ W, (c'est-à-dire sur le banc de Terre-Neuve). Pour les exemplaires pacifiques du détroit de Béring, de la station 57 de « Project-Chariot » en été 1959 à 35-45 m par 69° 18′ 5″ N. et 167° W.

Description :

Corps ovale, légèrement aplati latéralement, porté par un très long pédoncule mince. Siphons écartés l'un de l'autre. Le siphon buccal est tourné vers le pédoncule. La surface externe de la tunique est entièrement couverte de petites épines simples.

Musculature relativement faible. Le manteau se prolonge dans le pédoncule.

Au maximum une douzaine de très grands tentacules, très ramifiés, et entre eux de tout petits.

Sac branchial pourvu de neuf ou dix plis. La formule branchiale varie dans de grandes proportions avec la taille de l'animal. Pour un exemplaire moyen nous avons trouvé :

R 2 **29** 7 **14** 6 **24** 6 **23** 7 **20** 4 **17** 5 **13** 4 **12** 3 **8** 2 **4** 1 E.

Les deux derniers plis près de l'endostyle sont nettement réduits et souvent incomplets. Le pli n° 2 avec quatorze sinus est beaucoup moins important que les plis n° 1 et n° 3 avec respectivement vingt-neuf et vingt-quatre sinus.

La structure fine de la branchie est complexe (1) : (Fig. 1). La figure représente un fragment de la face interne du pli n° 3 comportant deux sinus longitudinaux (s.l.) et deux sinus transverses principaux de 1er et de 2e ordre (s.t. 1) et (s.t. 2). Les sinus longitudinaux forment la partie interne de la branchie et les sinus transverses principaux la partie externe.

De l'intérieur vers l'extérieur nous trouvons : les sinus longitudinaux (s.l.) formés d'une barre (b.) dans laquelle circule le sang; cette barre est soudée à la lame fondamentale (l.f.), et d'une lame élevée (lame) qui fait largement saillie à l'intérieur de la cavité branchiale. Ces sinus longitudinaux recoupent les stigmates transverses.

La barre longitudinale est reliée à la lame fondamentale au niveau de chaque séparation entre deux stigmates. A ce niveau, et dans un plan interne par rapport à la lame fondamentale, les barres longitudinales sont reliées à des sinus transverses interstigmatiques (s.t.i.). Les sinus transverses interstigmatiques s'élargissent vers les extrémités du stigmate, se soudent pour former un sinus longitudinal interstigmatique (s.l.i.) qui sépare deux rangées de stigmates. Ce dernier sinus n'est pas comparable comme structure et comme origine aux vrais sinus longitudinaux.

Sous ce réseau complexe de sinus nous trouvons la lame fondamentale de la branchie qui est perforée par les stigmates. Les stigmates sont allongés transversalement et régulièrement disposés en rangées sous les sinus longitudinaux. Certains stigmates présentent des figures de division. Ils se divisent

(1) Pour les termes utilisés pour la description se référer au chapitre relatif au développement de la branchie des *Pyurinae*.

Source : MNHN, Paris

en deux dans leur grand axe. Dans un premier temps on a deux sinus disposés tête-bêche. Ainsi la branchie peut donc s'accroître en tous ses points.

Enfin sous la lame fondamentale nous trouvons de très gros vaisseaux (s.t. 1 et s.t. 2) qui font saillie dans la cavité cloacale. Ce sont ces sinus qui reçoivent les ponts dermato-branchiaux qui unissent le manteau et la branchie.

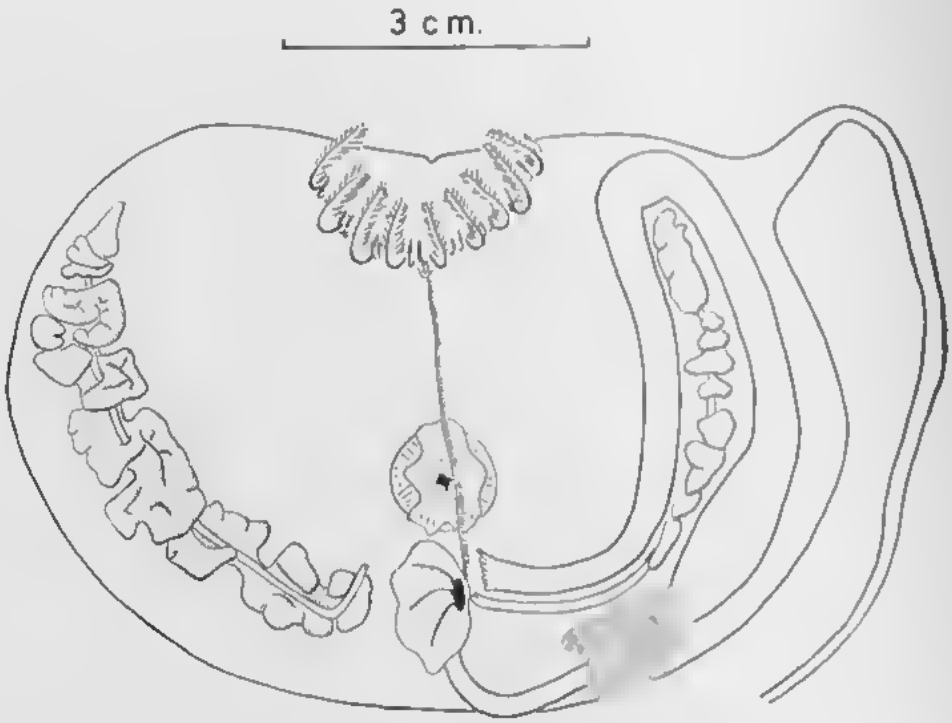

FIG. 2. — *Boltenia ovifera* : face interne du manteau.

Sous l'axe des plis, nous trouvons une seule rangée de stigmates transverses recouverts par le sinus axial (s.a.) et les deux sinus qui le flanquent. Ainsi comme chez les *Pyurinae* le sinus axial est accompagné d'une modification de structure. Ce détail a été figuré (fig. 6, A.) dans le dessin de la branchie de *Boltenia villosa*.

Le tube digestif (Fig. 2) forme une boucle fermée. L'œsophage long et étroit présente une courbure marquée. Il débouche dans un estomac en forme d'olive très allongée. La partie antérieure de l'estomac est couverte de papilles hépatiques disposées en paquets. La limite entre l'estomac et l'intestin n'est pas nette. L'intestin, isodiamétrique, forme une anse parallèle à l'axe longitudinal du corps. Cette anse remonte très loin vers l'avant. Le rectum est court, plus ou moins parallèle à l'œsophage et se termine par un anus lobé.

Une gonade allongée de chaque côté; la droite plus importante que la gauche. La gonade droite est constituée par une série de lobules où parties mâles et femelles sont étroitement associées. Ces lobules sont réunis entre eux par des canaux évacuateurs. A la partie postérieure de la gonade les

Source : MNHN, Paris

canaux forment un coude à angle droit pour se diriger vers le siphon cloacal. La gonade gauche serrée dans l'anse intestinale, possède la même structure. Ses canaux très longs courent le long du rectum pour se terminer contre l'anus.

Il existe un velum cloacal.

Remarque :

Nous n'avons pu constater aucune différence entre le matériel provenant de Terre-Neuve et celui provenant du Détroit de Béring.

Boltenia echinata (Linné) 1767
(fig. 3, A; fig. 4, A; fig. 5, A)

Pour la synonymie voir appendice (p. 171).

Nous avons en notre possession des spécimens de *B. echinata* provenant de la côte Ouest de la Suède et de la région de Bergen en Norvège. Monsieur Abbott nous a aimablement confié une collection de *Boltenia* provenant du détroit de Béring. Nous avons remarqué d'importantes différences entre les individus Atlantiques et Pacifiques. Il s'agit à notre avis de deux espèces différentes. Nous avons redécrit l'espèce du Pacifique sous le nom de *B. hirsuta* (Agassiz) 1850.

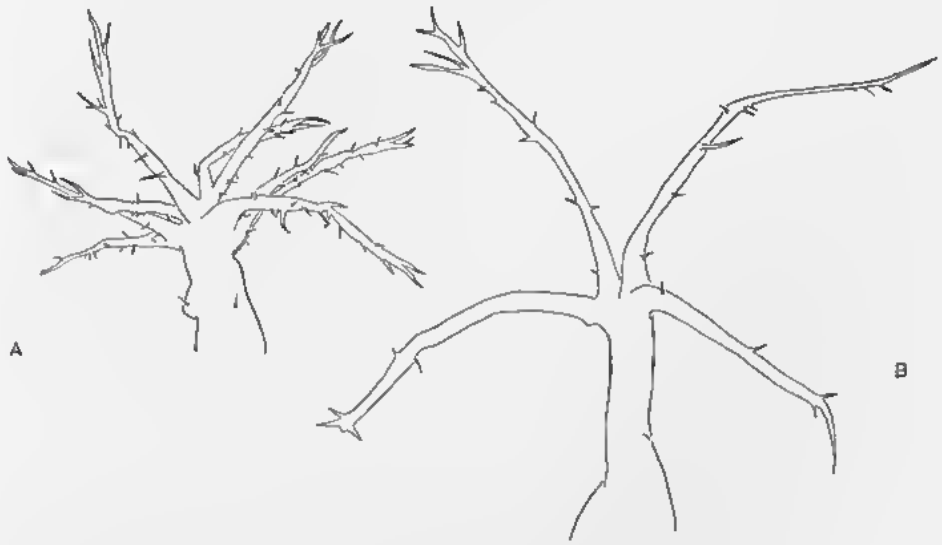

Fig. 3. — A *Boltenia echinata* : épine tunicale.
B *Boltenia hirsuta* : épine tunicale, même grossissement.

La description donnée par Van Name en 1945 dans son ouvrage « The North and South American Ascidians », correspond bien à l'espèce *B. echinata.*

Dans l'Atlantique, *B. echinata* a une répartition beaucoup plus vaste que *B. ovifera.* Elle se rencontre dans l'Atlantique Nord, autour du Groenland, en Islande, sur les côtes du Canada et des U. S. A. jusqu'au Cap Cod, dans la moitié Nord des Iles Britanniques, dans le Skagerrak et sur toutes les côtes de Scandinavie.

Source : MNHN, Paris

Nos exemplaires proviennent de la côte ouest de Suède et de Bergen (1). L'espèce vit dans les zones littorale et infralittorale. Ces exemplaires peuvent être considérés comme des topotypes de l'espèce linnéenne.

DESCRIPTION :

Corps ovale, sessile, entièrement recouvert d'épines branchues (fig. 3, A), fixé par la face ventrale. Les siphons peu saillants sont peu écartés et disposés au même niveau. La taille moyenne varie entre 10 et 15 mm. La coloration est généralement brun jaunâtre sur le vivant.

La tunique mince mais très résistante, est couverte d'épines ramifiées (fig. 3, A).

La musculature est peu développée.

Les tentacules sont nombreux, de quatre ou cinq ordres, abondamment ramifiés.

Le raphé est constitué par une série de longues languettes étroites.

Le sac branchial possède six à huit plis de chaque côté. Le pli n° 2 est nettement moins élevé que les plis n° 1 et n° 3. Les plis les plus proches de l'endostyle sont réduits, formés uniquement de quelques sinus rapprochés et souvent incomplets. Les plis portent de douze à dix-huit sinus et l'on trouve trois à cinq sinus entre les plis.

La branchie (fig. 4, A) n'est pas aussi régulière que celle de *B. ovifera*. En particulier les sinus transverses interstigmatiques sont fragmentaires. Dans l'axe de l'espace entre deux plis, entre deux rangées de stigmates on peut observer la formation de stigmates longitudinaux. Dans un premier stade se constitue un amas cellulaire percé par un tout petit orifice. Cet embryon de stigmate va s'allonger et former un sinus longitudinal. Ainsi nous trouvons une rangée de ces stigmates dans l'axe entre deux plis.

En raison de leur mode de formation, ces stigmates ne peuvent être comparés, ni aux sinus transverses des *Bolteniinae*, ni aux sinus longitudinaux de *Pyurinae* qui tous deux dérivent des grands protostigmates transverses des embryons.

Le tube digestif volumineux (fig. 5, A) forme une boucle fermée. L'œsophage long et étroit est très peu courbé, il débouche dans un estomac entièrement recouvert par une vaste glande hépatique. L'intestin forme une anse large en forme de S. Le rectum très court se dirige vers l'avant et se termine par un anus non lobé.

Une gonade de chaque côté, massive, est formée d'éléments mâles et femelles intimement mêlés. Les conduits excréteurs de la gonade droite (légèrement plus importante que la gonade gauche) forment un angle marqué avec l'axe de la gonade. Ils se dirigent vers le siphon cloacal. La gonade gauche entièrement inclue dans l'anse intestinale, a des gonoductes qui débouchent en arrière de la masse hépatique. Il est à remarquer que chez cette espèce incubatrice les gonoductes débouchent très loin du siphon cloacal. La cavité cloacale sert de chambre incubatrice et est généralement bourrée d'embryons. Il n'y a pas de cavité incubatrice différenciée.

---

(1) Côte ouest de Suède : Gullmar Fjord de 40 à 100 m, très nombreux individus fixés sur *Ascidia (Phallusioides) obliqua* ; Norvège : par 1 à 3 m devant le laboratoire d'Espegrend. Août 1962.

Source : MNHN, Paris

Boltenia hirsuta (Agassiz) 1850
(fig. 3, B ; fig. 4, B ; fig. 5, B)

Les exemplaires examinés ont été récoltés par le navire « Hugh Smith » le 31 juillet 1960 (station 57) par 67° 43′ 3″ N et 164° 55′ W. La collection avait été constituée par John Tobbs.

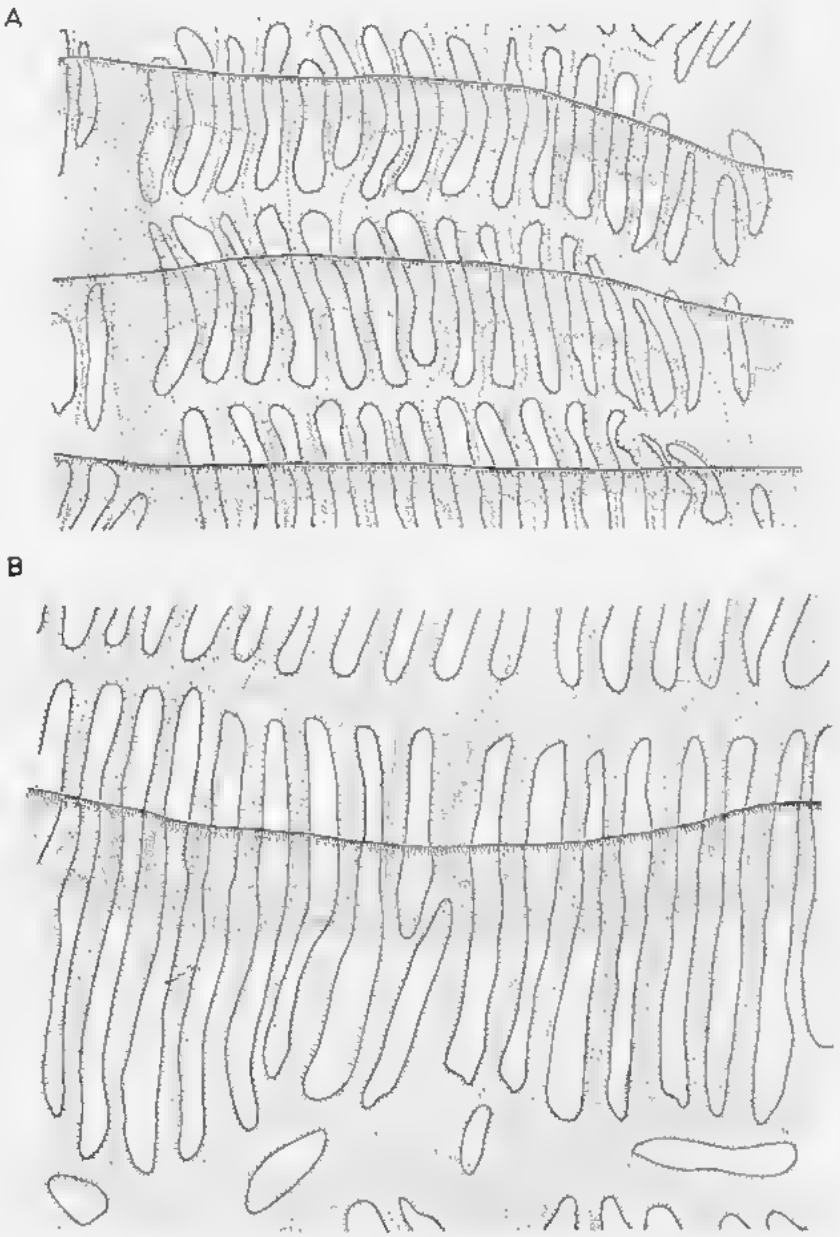

Fig. 4. — A *Boltenia echinata* : détail de la branchie.
B *Boltenia hirsuta* : détail de la branchie, même grossissement.

Source : MNHN, Paris

Nous n'en reprendrons pas la description complète et nous nous contenterons de décrire les différences avec *B. echinata*.

Description :

L'aspect externe est le même, la taille est plus grande : 20 à 30 mm au lieu de 15 à 20 mm. Les épines de *B. hirsuta* (fig. 3, B) sont plus grandes mais moins ramifiées que celles de *B. echinata* (fig. 3, A).

La branchie de *B. hirsuta* (fig. 4, B) semble plus régulière que celle de *B. echinata*. Les éléments constitutifs de la branchie : sinus, stigmates, etc. sont beaucoup plus grands dans l'espèce du Pacifique.

La forme du tube digestif (fig. 5, B) est très comparable. L'anus de *B. echinata* est petit, peu nettement lobé. Sa marge est découpée par cinq ou six petits lobes obtus. L'anus de l'espèce américaine porte au moins vingt lobes.

Ce sont surtout les gonades qui sont différentes. Chez *B. hirsuta* la gonade droite est de forme allongée et sinueuse. Elle débouche très près du siphon cloacal. La gonade gauche se prolonge le long de la masse hépatique et son conduit est parallèle au rectum. Enfin, cette espèce ne semble pas incubatrice, nous n'avons jamais rencontré de têtards, alors que *B. echinata* en contient un grand nombre.

Discussion :

Certains auteurs, Hunstman et Berrill ont déjà signalé qu'il existait d'importantes différences entre les espèces Pacifiques et Atlantiques.

Hartmeyer en 1899, puis en 1903, décrivait une espèce arctique *B. arctica*, qu'il estimait différente de la *B. echinata* de Linné. Cette espèce se distinguait surtout par une taille plus importante. Selon lui, *B. arctica* aurait été localisée à la zone arctique de l'Atlantique et *B. echinata* à la zone boréale. En 1910 Hartmeyer revint sur cette distinction et fit tomber *B. arctica* en synonymie.

Van Name en 1945 reprend la discussion et admet l'opinion d'Hartmeyer. Mais le fait que *B. arctica* ait été décrit de l'Atlantique arctique et non du Pacifique ne l'a pas frappé. On peut remarquer pourtant que dans la dernière révision de cette espèce (Hartmeyer 1923) cet auteur n'a examiné que des spécimens Atlantiques, les localités Pacifiques qu'il signale n'ayant pas été étudiées par lui.

Les exemplaires décrits par Van Name 1945 appartiennent à l'espèce *B. echinata* et proviennent certainement de la côte Atlantique.

Nous estimons que la forme des gonades, le caractère incubateur de *B. echinata*, joints aux autres détails que nous avons signalés justifient provisoirement une coupure spécifique. Il serait nécessaire, afin de régler définitivement la question, d'examiner en détail des spécimens récoltés sur la côte arctique du Canada et de Sibérie.

Bollenia villosa (Stimpson) 1864

(fig. 6, A et B)

L'espèce est localisée à la côte Est du Pacifique, de la baie de San Diego au Sud, à la Colombie britannique. Elle vit dans la zone infralittorale.

Description :

De corps arrondi, à siphons assez rapprochés, l'animal peut être sessile

Source : MNHN, Paris

ou pédonculé. La longueur du pédoncule peut atteindre deux fois celle du corps.

La tunique est assez épaisse, découpée en champs polygonaux portant chacun une épine souple de 1 à 2 mm. Ces épines ne sont jamais ramifiées.

Le manteau est mince et la musculature relativement puissante.

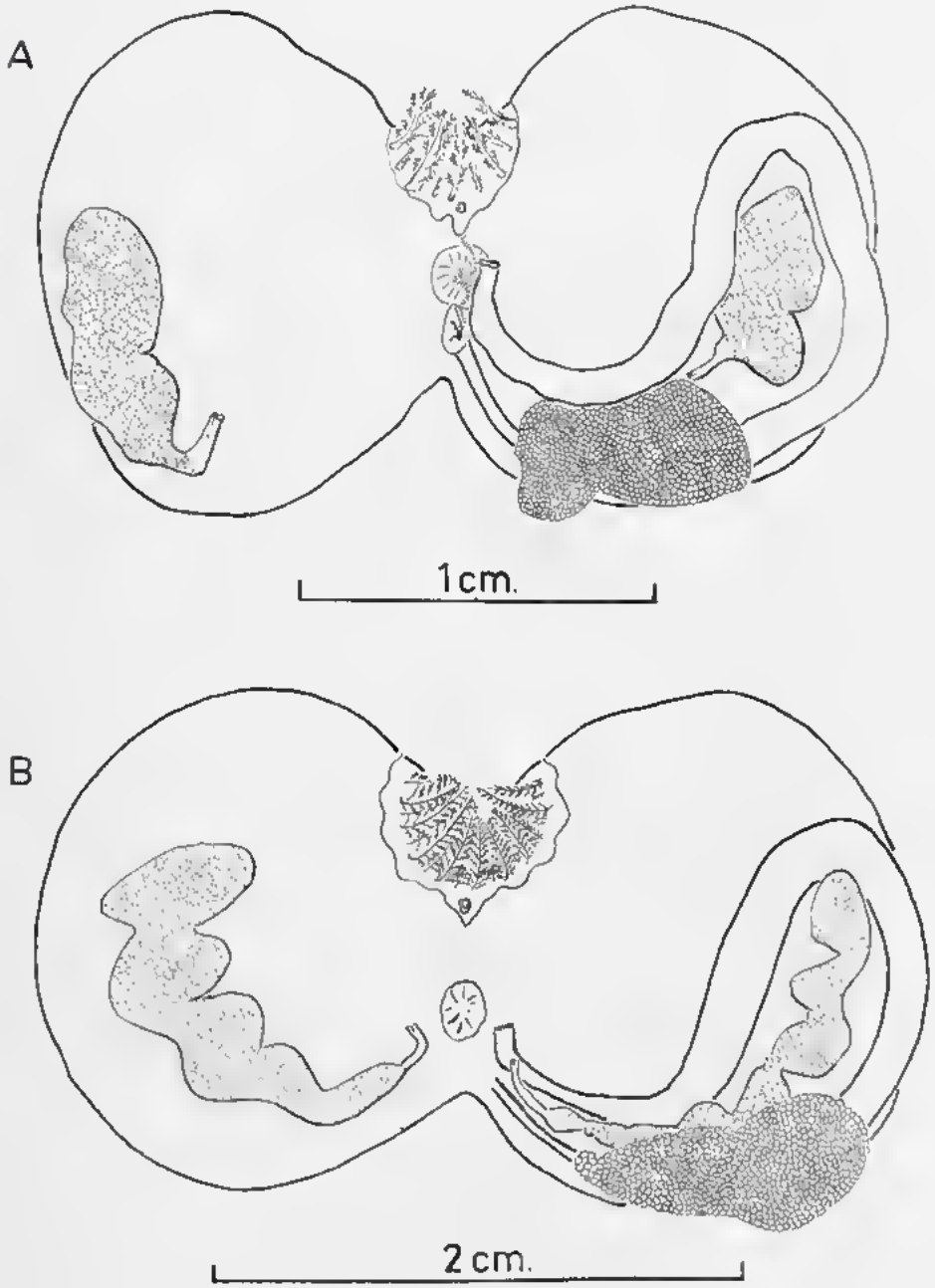

Fig. 5. — A *Boltenia echinata* ; face interne du manteau.
B *Boltenia hirsuta* ; face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

Les tentacules sont assez nombreux, de vingt à trente, de trois ordres régulièrement alternés tous abondamment branchus.

Le raphé se découpe en languettes courtes.

L'endostyle est large.

Le sac branchial est pourvu en général de six à sept plis complets plus un pli incomplet. Les plis, élevés, se recouvrent dans la partie dorsale de la branchie et deviennent de plus en plus bas vers la zone ventrale. Ils sont très dissymétriques : leur face dorsale étant plus réduite que la face ventrale. On observe une dizaine de sinus par pli et un à trois sinus entre les plis.

Les perforations de la branchie sont régulières (fig. 6, A). Le phénomène de néoformation de stigmates longitudinaux dans l'axe entre les plis, décrits chez *B. echinata*, est ici généralisé dans tout l'espace entre les plis.

Le tube digestif (fig. 6, B) débute par un œsophage long et grêle fortement courbé. L'estomac est recouvert par une glande hépatique formée de deux parties peu distinctes : la partie antérieure est couverte par une formation lâche peu différenciée, alors que la partie postérieure est en forme de glande typique. Cette disposition n'est pas sans rappeler la disposition classique du genre *Halocynthia*. L'intestin est volumineux, en boucle fermée. Le rectum court débute par un étranglement très marqué. L'anus n'est pas lobé.

Les gonades, une de chaque côté, sont de même taille. Elles sont sinueuses, les parties mâles et femelles sont étroitement mêlées. Les canaux des gonades débouchent très près du siphon cloacal.

Les autres espèces du genre *BOLTENIA*

Si les quatre espèces que nous venons d'étudier sont proches les unes des autres, il n'en est pas de même des autres espèces connues.

B. africana Millar 1962 possède une tunique sans ornementation, couverte de sable, six plis sur la branchie et des stigmates transverses réguliers. Le tube digestif montre deux parties très distinctes, l'une antérieure rayée longitudinalement comme chez les *Styelidae*, l'autre postérieure recouverte d'une glande hépatique différenciée. C'est la réalisation complète de la structure esquissée chez *B. villosa*.

La gonade gauche de cette espèce est au-dessus de l'anse intestinale. C'est la seule espèce de *Boltenia* trouvée dans l'hémisphère austral.

B. isibasii Tokioka 1954 de la baie d'Osaka ne possède pas non plus d'épines sur la tunique. La branchie comporte sept plis de chaque côté et les stigmates transverses courts semblent irrégulièrement disposés. Les gonades volumineuses, occupent une grande partie du corps. Le velum cloacal est très développé.

B. transversaria (Sluiter) 1904 et *B. iburi* (Oka) 1934 possèdent toutes deux un organe rénal différencié.

B. transversaria, fut décrite sous le nom d'*Halocynthia transversaria* par Sluiter, en 1904, de l'expédition de la Siboga. Cet auteur décrivait nettement les stigmates transverses et le rein. Herdman, en 1906, décrivit une *Cynthia transversaria manaarensis* de Ceylan sans parler d'un organe rénal. En 1960 Tokioka redécrivait *B. transversaria* au Japon. Dans le

Source : MNHN, Paris

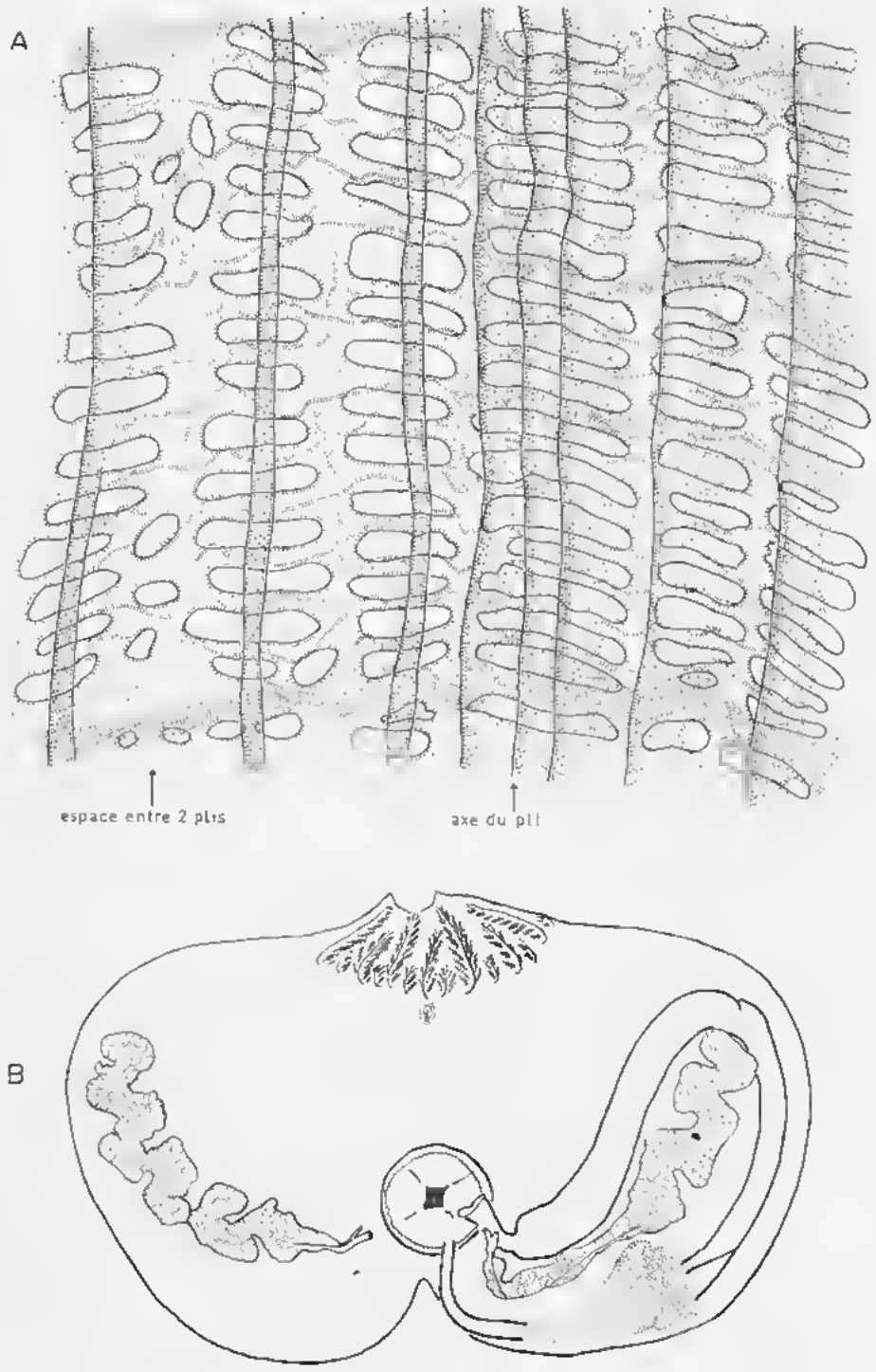

FIG. 6. — *Bollenia villosa*; A, détail de la branchie; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

même article il redécrivait *Halocynthia iburi* Oka 1934, dont il faisait une *B. echinata iburi* pourvue, elle aussi, d'un organe rénal.

En dehors de la présence de cet organe les caractères des gonades excluent l'identification avec *B. echinata*.

Les gonades de cette espèce, extrêmement volumineuses, occupent les deux tiers de la surface du manteau. Les gonoductes débouchent très près du siphon cloacal et l'espèce n'est pas incubatrice.

B. transversaria possède des gonades du type de celles de *B. villosa* mais la gonade gauche est, comme celle de *B. africana*, située au-dessus de l'anse intestinale.

Malgré la présence de l'organe rénal, nous croyons que ces deux espèces appartiennent à la famille des *Pyuridae* car tous les autres caractères sont typiques des *Bolteniinae*.

Il est tentant de définir familles, genres et espèces à l'aide d'un caractère bien tranché. Mais nous estimons que cela n'est pas suffisant. C'est la présence d'un faisceau de caractères, même s'ils paraissent moins importants, qui doit rester le guide le plus sûr.

Or, chez les *Molgulidae*, il n'existe aucun genre ni aucune espèce dont la branchie soit constituée des mêmes éléments que celle des *Bolteniinae*. Chez ces deux *Boltenia* la structure à stigmates transverses est tout à fait caractéristique : le pli n° 2 est plus bas que les plis n° 1 et n° 3 (ce qui n'est jamais le cas chez les *Molgulidae*). La structure des gonades est typique des *Pyuridae* et l'implantation de la gonade gauche de *B. transversaria* au-dessus du tube digestif se retrouve chez beaucoup d'espèces de *Pyuridae*.

Nous considérons donc que nous avons ici un exemple de convergence physiologique entre les *Pyuridae* et les *Molgulidae*. Il est possible qu'une étude complète de la famille des *Molgulidae* puisse faire apparaître d'autres convergences mais c'est un travail de longue haleine dépassant nettement le cadre de cette étude.

Le genre *HEMISTYELA* Millar 1955

Millar 1955, dans les « Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition » décrit le genre *Hemistyela* et l'espèce *Hemistyela pilosa* qu'il plaça dans les *Styelidae* tout en émettant des doutes sur sa position systématique.

Cette espèce de grands fonds (5.300 m) et de petite taille possède des tentacules simples, un raphé découpé en languettes disposées transversalement. La branchie est pourvue de quatre plis élevés de chaque côté dont les sinus longitudinaux sont disposés ainsi :

R. 2 **9** 3 **12** 3 **6** 4 **7** 3 E.

Il n'existe pas de sinus transverses dans la branchie et la lame fondamentale est perforée par des stigmates transverses irrégulièrement disposés.

L'estomac, grand, possède des plissements internes, certains sont longitudinaux, certains transverses. Millar ajoute : « The appearance of the stomach suggests a slight development of hepatic tubules ».

Il existe une gonade de chaque côté de « type polycarpe », la gauche située dans la boucle intestinale.

Source : MNHN, Paris

D'après MILLAR les tentacules simples, les gonades de « type polycarpe » et les quatre plis branchiaux sont des caractères de *Styelidae*. Le raphé en languettes et l'estomac seraient, au contraire, des caractères de *Pyuridae*. Examinons ces arguments point par point.

Les tentacules peuvent être simples chez les *Pyuridae*, surtout pour une espèce de cette taille. La structure des gonades semble en effet rattacher l'espèce aux *Styelidae*, mais leur nombre et leur répartition correspondent aux *Pyuridae*. La branchie ne possède que quatre plis, mais ils sont très élevés. Par contre, la disposition irrégulière des stigmates transverses ne correspond pas à l'allure des stigmates transverses des genres *Bathystyeloides* Michaelsen 1904, *Bathyoncus* Herdman 1882, *Berrillia* Brewin 1952 qui sont très longs et vont d'un bord à l'autre de la branchie.

Le raphé est de type *Pyuridae*. L'estomac rayé intérieurement se rencontre dans plusieurs espèces de *Pyuridae* de grands fonds.

Ce genre mériterait d'être retrouvé et réétudié. Il pourrait bien appartenir à la sous-famille de *Bolteniinae*.

Source : MNHN, Paris

D. — LA SOUS-FAMILLE DES *PYURINAE*, NOM NOUVEAU

Cette seconde sous-famille représente la lignée de beaucoup la plus importante. Elle comprend de nombreux genres très diversifiés.

Nous proposerons la diagnose suivante :

— *Corps* sessile ou pédonculé, libre ou fixé.

— *Tunique*, souvent épaisse et opaque, quelquefois transparente ou couverte de sable. Siphon buccal possédant des spinules internes.

— *Tentacules* généralement ramifiés, quelquefois simples.

— *Branchie* pourvue de plis méridiens longitudinaux, 4 au moins, généralement de 6 à 8, quelquefois jusqu'à 20.
Lame fondamentale présente. Sinus longitudinaux et transverses toujours bien développés. Chez le jeune la branchie est formée par des protostigmates qui se cloisonnent entre les sinus longitudinaux. Chaque tronçon de protostigmate se spiralise sous les sinus longitudinaux. Le gradient d'évolution branchiale est antéro-postérieur.
(Certains genres ou espèces peuvent ne pas subir toute l'évolution branchiale).

— *Tube digestif* : situé à gauche, glande hépatique différenciée.

— *Gonade* : en règle générale, une de chaque côté hermaphrodite, éléments mâles et éléments femelles intimement mêlés. Il existe de nombreuses exceptions.

Tous ces caractères de la diagnose, à l'exception de ceux du développement branchial, sont vagues et très généraux. C'est la raison pour laquelle nous avons été obligés de donner à chacun des paragraphes un caractère restrictif.

Il est difficile de donner des définitions précises de familles ou de genres très diversifiés, car tous les caractères y souffrent des exceptions. Nous avons choisi de donner une diagnose très générale pour englober toutes les espèces et tous les genres aberrants. Il est évident que le point le plus caractéristique, à savoir la spiralisation des tronçons de protostigmates sous les sinus longitudinaux, est difficile à mettre en évidence. Nous verrons que ce caractère peut même avoir disparu chez les grandes espèces de *Pyurinae* par la condensation du développement.

Une telle définition de la structure branchiale n'est évidemment d'aucune utilité pratique pour déterminer une espèce. Le même problème va se poser à nouveau au niveau des grands genres. Pour rendre la détermination possible, nous donnerons, parallèlement à la diagnose, la description d'un type moyen (c'est cette description qui est nommée « diagnose » par la plupart des auteurs).

J'estime que l'usage de cadres rigides a favorisé la création de genres ou d'espèces dits « intermédiaires » pour des formes situées à la limite de la diversité. Prises sous l'optique de formes intermédiaires, elles sont pratiquement impossibles à classer. Si on les étudie au niveau de la diversité de genres très souples, leur classement en est très facilité.

Source : MNHN, Paris

Il est possible de dire qu'une espèce appartient à une famille si sa branchie, ses gonades ou tout autre organe s'inscrivent dans la ligne évolutive de cette famille, même si l'absence d'un caractère précis considéré comme l'apanage de la famille est constatée.

Pour étudier cette sous-famille des *Pyurinae* nous allons d'abord examiner en détail la structure et le développement de la branchie, à l'aide de jeunes et d'adultes de la plupart des genres que nous définirons par leur structure branchiale à l'exception des plus évolués.

1) Développement et évolution branchiale des *Pyurinae*.

Contrairement à ce qui se passe pour les autres familles de Stolidobranchiates le développement branchial des *Pyuridae* est à peu près inconnu. Les auteurs sont très divisés quant au mode d'apparition des « protostigmates ».

Les études ayant trait aux protostigmates ont, en effet, été effectuées sur la côte belge où les *Pyuridae* sont absentes. Damas 1904 (1) dans son étude comparée de la branchie des Tuniciers, cite des espèces appartenant aux *Pyuridae* sous plusieurs rubriques, sans avoir fait lui-même d'études sur cette question. Il groupe les *Pyuridae* (au sens actuel) dans les *Polyprotostigmata* sous la rubrique C) *Culeolus*, *Boltenia* et D) *Cynthiadae* (en partie).

Il définit l'évolution branchiale des *Polyprotostigmata* dans ces termes :

« Il se forme un grand nombre de protostigmates qui apparaissent « successivement et régulièrement d'avant en arrière. Ils persistent sous « cette forme chez les Ascidies pélagiques (*Pyrosome* et *Doliolum*), ainsi « que chez les espèces de grande profondeur (*Culeolus*). Chez les autres « types, ces protostigmates, se subdivisent en stigmates ovalaires d'abord « transversaux, forme qu'ils conservent durant toute leur vie chez « *Boltenia* « *elegans* » (= *B. ovifera* sens actuel) « et *Cynthia echinata* », (= *B. echinata* « sens actuel), puis s'orientent longitudinalement, constituant enfin des « rangées transversales de stigmates droits ».

Huntsman 1913 (2) discute la classification de Damas. A propos des *Pyuridae* il reconnait deux types de formations branchiales. Chez *Pyura haustor*, il affirme avoir observé un hexaprotostigmatisme typique où trois protostigmates primaires se redivisent pour donner six protostigmates secondaires. Chez *Boltenia ovifera* et *B. villosa*, le 2e et le 4e protostigmate se formeraient au détriment du 1er et du 3e, les autres, à partir du 5e se perceraient indépendamment les uns les autres.

Deux autres espèces ont été étudiées : *Pyura squamulosa* par Millar 1951, et *Pyura microcosmus* par Millar en 1954 (3). La seule référence du mode de développement de la branchie se trouve dans la seconde publication. Millar déclare : « The original protostigmata divide to form two, then three, pairs of openings ». Une figure est donnée montrant une larve à trois protostigmates, le second étant plus petit que le premier et le troisième.

---

(1) Damas (D.), 1904. — Contribution à l'étude des Tuniciers, *Arch. biol.*, pp. 744-833.

(2) Huntsman (G.), 1913. — Protostigmates in Ascidians. *Proc. Roy. Soc., B.*, 86.

(3) Millar (R.-H.), 1954. — The development of the Ascidian *Pyura microcosmus* (Savigny). — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 33, pp. 403-407.

Source : MNHN, Paris

a) La lignée évolutive principale

1° Développement de la branchie dans le genre *Heterostigma*.

Pour cette étude nous nous sommes référé au travail de F. Monniot 1965 qui décrit le développement de *Heterostigma gonochorica* et *H. fagei*.

Ces deux espèces sont incubatrices. L'œuf se développe jusqu'au stade têtard dans la cavité incubatrice de l'adulte. Avant sa libération le têtard commence sa métamorphose : la queue régresse et disparaît, les siphons se développent. Ce sont de petites Ascidies déjà formées qui sortent du siphon cloacal.

Au moment de la ponte le jeune est entouré de sa tunique; la jeune Ascidie possède un tube digestif embryonnaire et un endostyle différencié. La partie qui, chez l'adulte, donnera la branchie, est constituée à ce stade par deux lames tissulaires, qui limitent sur les faces droite et gauche la cavité pharyngienne. Ces lames tissulaires forment la « *lame fondamentale* » de la branchie. Elles sont constituées par deux couches épithéliales, celle au contact de la cavité pharyngienne est considérée comme endodermique, l'autre, qui borde les cavités cloacales (1) embryonnaires, comme de l'ectoderme. Entre ces deux couches l'espace est rempli par le mésenchyme hoémocoelien. L'aspect histologique de ces deux couches est exactement semblable.

Cette lame fondamentale se perfore. Dans une zone médiane apparait une accumulation de cellules appartenant aux deux couches externes. Une perforation se forme au milieu de cette accumulation mettant en contact la cavité branchiale avec la cavité cloacale. Cette ouverture s'étend de l'endostyle à l'axe médiodorsal du corps, et donne une fente transversale. Cette fente a été nommée « *Protostigmate* » par Garstang. A l'origine ce protostigmate n'est pas cilié, mais très vite les cellules bordantes se différencient et il y pousse des cils.

Ce premier protostigmate est une formation parfois fonctionnelle chez les *Heterostigma*.

En arrière de ce premier protostigmate, apparaît ensuite du côté ventral une seconde accumulation de cellules qui va former un second protostigmate, en tout point semblable au premier et cilié.

De chaque côté du premier protostigmate la lame fondamentale de la branchie s'épaissit. Une lacune sanguine se forme. C'est l'ébauche des « *sinus transverses de premier ordre* ». Ces sinus font hernie de chaque côté de la lame fondamentale.

Dans la cavité pharyngienne, sur ces ébauches de sinus transverses poussent deux papilles. L'une située sur le sinus antérieur au protostigmate, l'autre, au même niveau, sur le sinus postérieur. Ces deux papilles croissent très vite, se réunissent et forment un pont au-dessus du protostigmate. Ce pont est l'ébauche d'un « *sinus longitudinal* ».

Un troisième protostigmate se forme dans les mêmes conditions que le second. L'ébauche du sinus longitudinal s'étend et rejoint une papille

(1) Ces cavités sont souvent appelées « cavités atriales », nous estimons que ce terme peut prêter à confusion. Certains auteurs ayant utilisé ce terme pour désigner la cavité branchiale par laquelle se fait l'entrée de l'eau. Cette interprétation étant justifiée par l'étymologie. Nous estimons qu'utiliser ce terme pour désigner une cavité par laquelle se fait l'expulsion des excréments, des produits génitaux et de l'eau filtrée, n'est pas justifié.

Source : MNHN, Paris

formée entre le second et le troisième protostigmate. Un deuxième sinus longitudinal apparaît parallèlement au premier.

La croissance se continue ainsi jusqu'au stade de 5 ou 6 protostigmates. Selon les individus il y aura à ce moment 4 ou 5 sinus longitudinaux formés.

Au moment de la formation du 7e protostigmate la lame fondamentale qui jusqu'alors s'étendait dans un plan, commence à se déformer. Des petits mamelons poussent vers l'intérieur sous les sinus longitudinaux au niveau du premier protostigmate. Les faces latérales du premier protostigmate bourgeonnent des expansions dans le plan de la lame fondamentale. Ces expansions sont symétriques de part et d'autre du protostigmate et situées au milieu de l'espace entre deux sinus longitudinaux. Elles se rejoignent et divisent ainsi le protostigmate en 4 ou 5 tronçons.

Les extrémités des tronçons vont croître rapidement et chaque tronçon de protostigmate va se spiraliser, le plus ventral dans le sens des aiguilles d'une montre, les autres en sens inverse, l'observateur regardant la branchie par sa face interne. Ces amorces de spirales vont se développer sur les faces des mamelons, et former une invagination de la lame fondamentale sous chaque sinus. C'est ce que nous appellerons les « *infundibula* ».

A ce moment un sixième sinus longitudinal va apparaître dans la partie médiane de la branchie, tout contre l'axe médio-dorsal. Ce sinus croît vers l'avant et vers l'arrière pour recouper l'ensemble des protostigmates. Entre ce sinus que nous appelerons sinus nº 1 de la branchie de l'adulte, les sinus étant numérotés du raphé vers l'endostyle, et le sinus nº 2, le premier protostigmate va se recloisonner. Ainsi une rangée de six spirales est en formation.

Les protostigmates postérieurs continuent à se former indépendamment les uns des autres, leur nombre peut atteindre 12 ou 15. Le second protostigmate formé se divise et se spiralise suivant le même principe que le premier.

Les sinus longitudinaux croissent vers l'intérieur de la branchie. Une lame membraneuse s'élève au-dessus de la branchie. Le sinus longitudinal est donc constitué de deux parties : une lacune sanguine qui est réunie aux sinus transverses de premier ordre et une lame membraneuse.

Les sinus transverses font saillie dans la cavité pharyngienne mais ils ne sont pas surmontés de lame membraneuse. Dans la cavité cloacale ils poussent des expansions qui relient la branchie au manteau : les « *ponts ou sinus dermato-branchiaux* ».

A ce stade d'évolution branchiale la jeune Ascidie est complètement formée, le tube digestif s'ouvre, les gonades apparaissent. L'évolution branchiale n'est pas terminée mais tous les éléments fondamentaux sont en place.

2º État final de la branchie dans le genre *Heterostigma* (fig. 7).

Nous avons récolté une espèce de ce genre à Roscoff : *H. separ.* La branchie est formée par six sinus longitudinaux bien développés. La partie antérieure de la branchie compte quatre rangées d'infundibula très nets, une cinquième rangée plus postérieure est moins développée. La partie postérieure de la branchie est constituée par 12 à 15 protostigmates indivis allongés transversalement.

La figure 7 représente les deux dernières rangées de stigmates spiralés et la partie postérieure de la branchie située sous le 6e sinus longitudinal, c'est-à-dire dans la partie ventrale de la branchie.

Source : MNHN, Paris

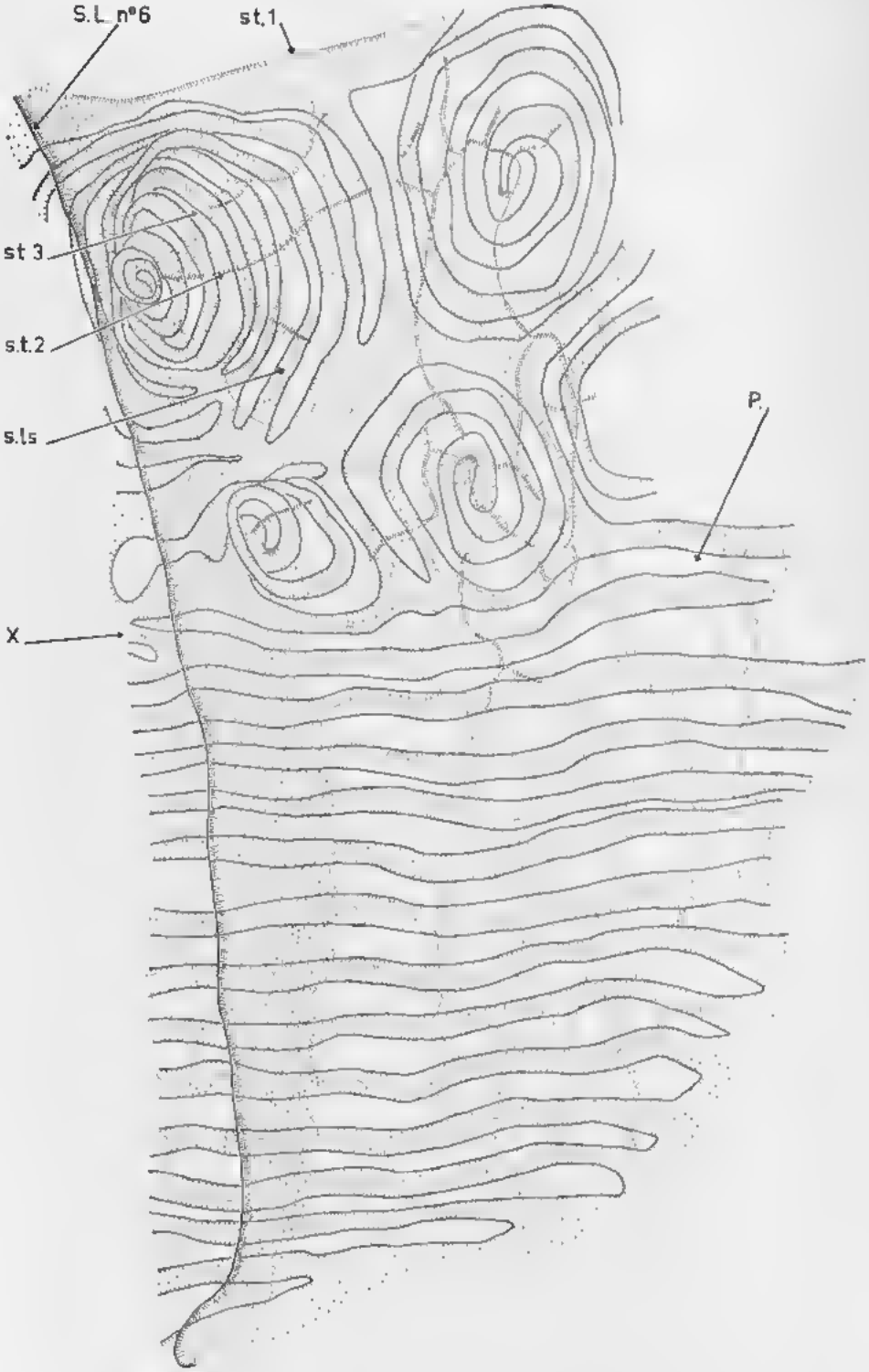

FIG. 7. — *Heterostigma separ.* : détail de la branchie entre le sinus n° 6 et l'endostyle. (P. : protostigmate; s.l. n° 6 : sinus longitudinal n° 6; s.l.s. : sinus longistigmatique; s.t.1, s.t.2 et s.t.3 : sinus transverses de premier, second et troisième ordre; X : point de reclolsonnement d'un protostigmate.)

Source : MNHN, Paris

Les infundibula situés sous les sinus longitudinaux sont bien marqués et font saillie dans la cavité branchiale. La paroi de l'entonnoir est percée par un long stigmate spiralé. C'est le tronçon du protostigmate primitif qui s'est spiralé pour former 7 à 9 tours de spire. Une division de ce stigmate spiralé s'effectue dans la partie inférieure et postérieure de l'infundibula. Ainsi l'infundibula est constitué, dans sa partie apicale, par un sinus unique qui effectue 4 à 5 tours, et dans sa partie distale par 3 ou 4 stigmates en fer à cheval ouverts seulement sur la face postérieure. Le cloisonnement du stigmate primitif s'opère suivant le même processus que la division du protostigmate.

Les sinus transverses de premier ordre sont situés entre les rangées d'infundibula. D'autres sinus se sont formés partant de l'apex de l'infundibula et en descendant les faces. Chacun de ces sinus prend contact avec les bandes de lame fondamentale subsistant entre chaque tour de spire du stigmate, formant ainsi un pont à arches multiples. Chez *Heterostigma* on rencontrera d'une manière constante un « *sinus transverse de second ordre* » (st. 2) flanqué de part et d'autre de 2 « *sinus transverses de 3e ordre* » (st. 3), souvent incomplets. Ces sinus transverses se raccordent au niveau de chaque fragment de la lame fondamentale à des sinus très fins parallèles aux stigmates. Ce que nous appellerons les « *sinus longistigmatiques* » (s.l.s.).

La deuxième rangée d'infundibula est plus réduite et fait la transition entre les infundibula élevés de la partie antérieure de la branchie et la partie postérieure plate.

Quelquefois, entre les plis on peut observer des divisions dans les premières rangées de protostigmates (X).

Ceci constitue la structure commune aux quatre espèces que nous connaissons dans le genre. Et correspond à la structure de l'archétype du genre, tel que nous l'envisageons. Mais toutes les espèces que nous avons rencontrées présentaient des particularités branchiales montrant les possibilités d'évolution et de complication de ce type de structure, qui représente ce qui est le plus primitif dans la sous-famille des *Pyurinae*.

Voyons quelques-unes de ces acquisitions.

Dans l'espèce *Heterostigma separ* on observe dans la partie ventrale de la branchie des individus très âgés, la formation d'une ou de deux séries longitudinales de stigmates spiralés. Ces « pseudo-infundibula », contrairement aux vrais, ne forment pas de hernie dans la cavité branchiale. Un seul stigmate forme plusieurs tours de spire, mais ce stigmate ne semble jamais recoupé. Ces infundibula sont recouverts par un réseau très compliqué de sinus que l'on ne peut pas homologuer aux sinus transverses ou longitudinaux. Ce réseau peut s'étendre au-dessus des protostigmates. Il rappelle celui qui couvre souvent la branchie des *Molgulidae*. Les pseudo-infundibula qui ne sont pas en rapport avec les sinus longitudinaux et le réseau de sinus se retrouveront dans un autre genre de *Pyurinae: Bathypera*.

Heterostigma replans, des côtes de Norvège, présente elle aussi la possibilité de former une série supplémentaire d'infundibula. Mais dans ce cas un embryon de sinus longitudinal vrai apparaît au-dessus de ces amorces de spirales.

Ceci est un phénomène important car il annonce la possibilité que vont acquérir les grandes espèces de la sous-famille de former des plis surnuméraires.

Source : MNHN, Paris

Un exemplaire monstrueux d'*H. gonochorica* montre que le genre possède également la possibilité de former des stigmates par néoformation. Faculté que nous avons déjà observée chez les *Boltenilinae* et qui semble jouer un rôle important chez les grandes *Pyuridae*.

Enfin *H. fagei*, la plus petite espèce du genre, présente des petites papilles qui poussent sur les sinus transverses de 1er ordre. Ces papilles sont toujours disposées très près du sinus longitudinal et dorsalement par rapport à celui-ci. Ces papilles représentent le premier stade de dédoublement du sinus longitudinal. C'est l'amorce du phénomène qui va permettre dans des genres plus évolués la transformation des sinus des *Heterostigma* en plis branchiaux.

Il est très intéressant de constater que les quatre espèces du genre montrent toutes des amorces de développement qui permettent de dépasser le stade hétérostigmatique du genre. Par ailleurs comme nous le verrons au moment de leur étude, toutes ces espèces extraordinairement primitives au point de vue branchial présentent des caractères très évolués. Il n'empêche que nous serons obligés de considérer la branchie des *Heterostigma* comme la plaque tournante de l'évolution des *Pyurinae*.

3° La branchie dans le genre *Cratostigma* (fig. 8).

Nous n'avons malheureusement pas pu étudier en élevage des larves de *Cratostigma* et observer la formation des protostigmates. Trois espèces sont connues dans ce genre : *C. singularis* (Van Name) 1912 ; de très bonnes figures de la branchie de cette espèce sont données dans la description originale et dans Van Name 1945; *C. gravellophila* (Pérès) 1955, C. Monniot et F. Monniot 1961, et *C. regularis* C. Monniot 1963.

La branchie de ce genre est formée par six plis longitudinaux. Le pli n° 2 est réduit à un sinus. Sous chaque pli s'étale une série de larges infundibula. Nous n'avons suivi le développement de *Cratostigma* qu'à partir d'un stade à six sinus longitudinaux recouvrant des infundibula comparables à ceux du genre *Heterostigma*.

Le pli n° 2 d'un exemplaire jeune (Monniot C. et F. Monniot 1961, fig. 3, B.) est constitué par une série d'infundibula plats formés d'un stigmate spiralé. Ce stigmate commence à se recloisonner dans la partie postérieure de l'infundibulum de la même manière que chez les *Heterostigma*. Les sinus transverses de 2e et 3e ordre sont présents. La croissance du stigmate spiralé se fait par l'apex. Chez un individu âgé les infundibula du 2e pli (Monniot C. et F. Monniot 1961, fig. 3, A.) se sont développés. La spirale, régulière chez l'individu jeune, va s'étirer antéro-postérieurement. Le stigmate se recoupe régulièrement dans les parties antérieure et postérieure de l'infundibulum. Les stigmates ainsi découpés sont repoussés vers la portion de branchie située entre les plis. Ils prennent alors une forme allongée longitudinale. Seules les extrémités sont encore tournées vers l'infundibulum.

Sous les autres sinus longitudinaux l'évolution va être plus complexe. Chaque pli de la branchie adulte dérive d'un seul sinus longitudinal homologue de ceux des *Heterostigma*.

Le phénomène de dédoublement des sinus longitudinaux, ébauché chez *H. fagei*, va devenir la règle.

Du côté dorsal du sinus longitudinal fondamental vont se former des papilles plates sur chaque sinus transverse de 1er ordre. Ces papilles

Source : MNHN, Paris

vont d'étendre vers l'avant et vers l'arrière, se réunir, se souder pour former un second sinus longitudinal parallèle au premier. L'apex de l'infundibulum, là où le stigmate croît en se spiralisant, va se déplacer et rejeter le sinus n° 1 sur la face ventrale. Les deux sinus vont aussi s'écarter l'un de l'autre.

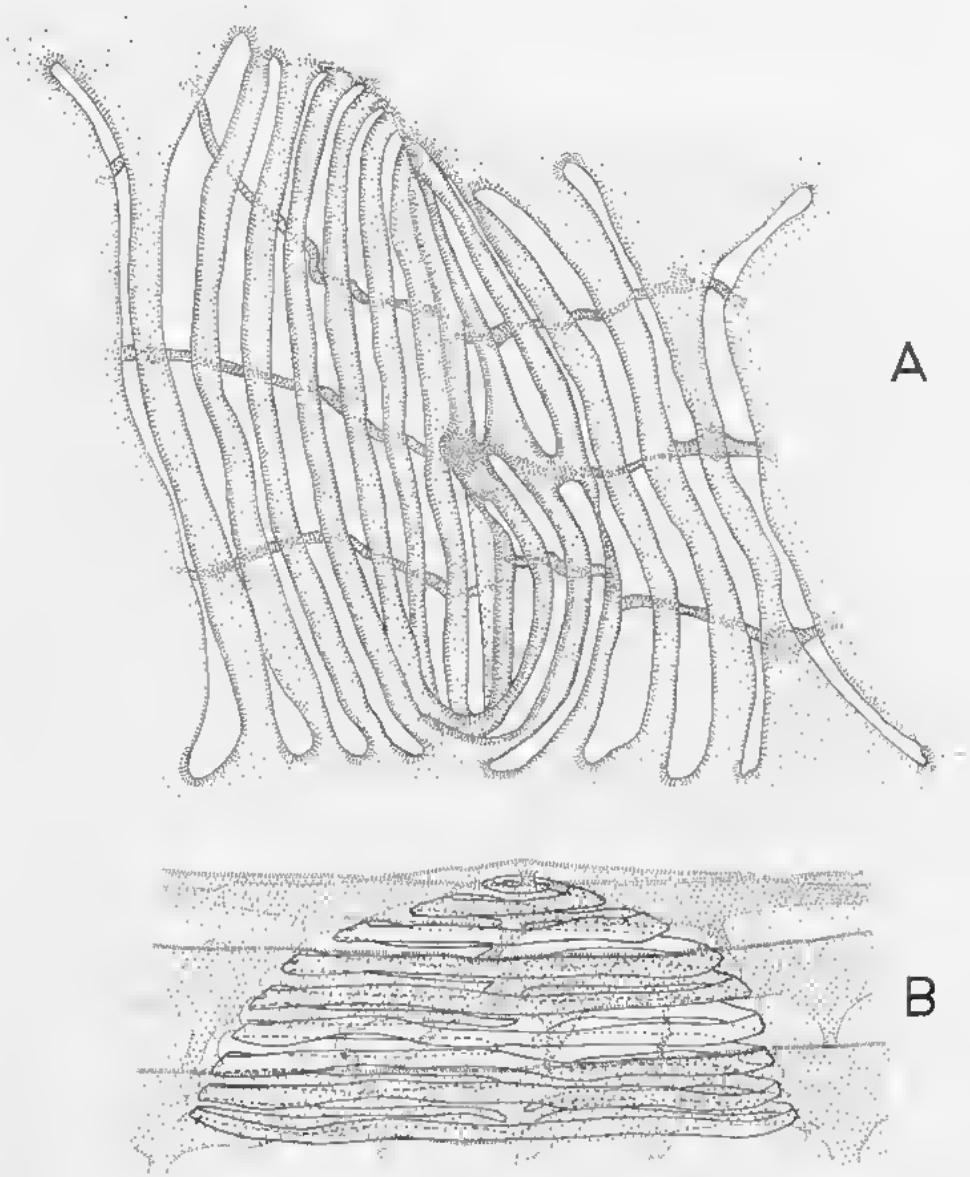

FIG. 8. — *Cratostigma regularis* : A, infundibulum vu par la cavité cloacale; B, le même infundibulum en vue latérale.

La seconde apparition de sinus va se faire du côté dorsal du sinus n° 2 qui est maintenant le sinus apical. Le sinus n° 3 va s'écarter du sinus n° 2. L'apex de l'infundibulum va continuer son lent glissement vers la face

Source : MNHN, Paris

dorsale mais le phénomène ne sera pas assez rapide pour rejeter complètement le sinus n° 2 vers la face ventrale. C'est donc encore contre le sinus n° 2 que va se former le sinus n° 4. Cette fois le glissement du n° 2 sera terminé et le n° 1 sera le nouveau sinus axial. Le phénomène va se reproduire de la même manière avec le sinus n° 4, ainsi on obtient :

Côté ventral	Apex	Côté dorsal
	1	
	1|2	
	1 2 3	
	1 2|4 3	
	1 2 4 5 3	
	1 2 4|6 5 3	

Une dissymétrie du pli branchial apparaît. Cette dissymétrie va incliner le pli vers la face dorsale (ceci est un phénomène général que nous avons pu observer chez toutes les *Pyuridae* étudiées y compris les *Culeolus* et les *Bolteniinae*).

Pendant ce temps la lame fondamentale située entre les plis s'accroît. L'infundibulum modifie sa forme. La partie basale s'aplatit et s'étend dans l'espace situé entre les plis. Les stigmates déjà découpés antérieurement et postérieurement vont migrer vers l'espace entre deux plis et devenir longitudinaux. La partie apicale de l'infundibulum croît très vite et repousse le pli dans la cavité branchiale.

A l'origine, chez *Heterostigma* ou sous le pli n° 2 d'une jeune *Cratostigma*, la partie apicale de l'infundibulum est cônique. La croissance antéropostérieure de la branchie va étirer l'infundibulum. Pendant ce temps il s'étend vers la cavité branchiale et il va prendre une forme creuse en doigt de gant. La dissymétrie du pli branchial courbe ce doigt de gant vers l'axe dorsal du corps.

Les stigmates sont longitudinaux dans la partie basale de l'infundibulum. Dans la partie située sous le pli le stigmate unique va se recloisonner irrégulièrement sous les sinus transverses de second ordre (chez *C. regularis* cette division est régulière sur la face dorsale du pli). La zone d'accroissement, les deux ou trois derniers tours de spire, restent indivisés.

Parallèlement à cette évolution des infundibula, nous assistons à la transformation des sinus transverses de premier ordre. La partie du sinus qui fait hernie dans la cavité atriale ne va pas suivre complètement la croissance du pli. Ainsi le sinus transverse forme une paroi pleine (*paroi transverse*) reliant les deux faces du pli. Cette paroi va isoler les infundibula les uns des autres.

Sur les trois espèces du genre deux montrent des particularités structurales. Le stigmate de *C. regularis* ne se recoupe que sur la face dorsale du pli, ce qui semble une impasse évolutive. *C. singularis* inaugure donc un nouveau mode d'accroissement de la branchie. Après le cloisonnement du stigmate primitif, sous le sinus transverse de second ordre, les deux extrémités des stigmates vont se décaler l'une par rapport à l'autre et se mettre à croître, clivant ainsi la bande de lame fondamentale située entre deux stigmates. Ce procédé permet évidemment une croissance latérale beaucoup plus active que la simple croissance apicale que nous avons décrite plus haut.

Ce procédé sera très largement distribué parmi les grandes espèces.

Source : MNHN, Paris

Chez *C. singularis*, surtout du côté dorsal, de nouvelles spirales apparaissent qui préfigurent l'augmentation du nombre de plis branchiaux chez les *Pyuridae* évoluées.

L'allongement antéro-postérieur de la branchie provoque l'étirement des infundibula. Cet étirement ne peut être indéfini. Chez *C. singularis* et *C. regularis* certains apex d'infundibula commencent à se diviser en deux spirales sous le sinus transverse de second ordre. Cette disposition annonce l'évolution ultérieure de la branchie telle que l'on va pouvoir l'observer chez les deux genres suivants : *Hartmeyeria* et *Ctenyura*.

4° La branchie dans les genres *Hartmeyeria* et *Ctenyura* (fig. 9).

Ces deux genres ne sont connus que par trois espèces, chacune représentée par un seul exemplaire. Il existe seulement deux figures de branchies peu nettes et difficilement utilisables. Nous avons eu la chance de trouver

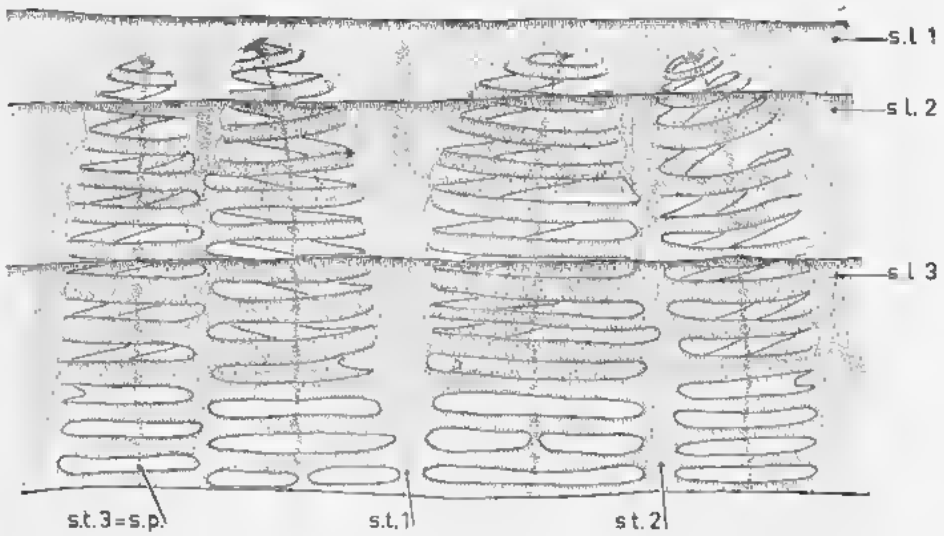

FIG. 9. — *Hartmeyeria* sp. : sommet d'un pli branchial (s.l.1, s.l.2 et s.l.3 : sinus longitudinaux n° 1, n° 2 et n° 3; s.t.1, s.t.2 et s.t.3 : sinus transverses de premier, second et troisième ordre; s.p. : sinus parastigmatique). (Reconstitution.)

à Banyuls-sur-Mer, à l'anse du Troc, un exemplaire d'une petite Ascidie qui se rapporte certainement au genre *Hartmeyeria*. Nous avons pu faire une préparation de branchie, mais un dessin à la chambre claire n'était pas possible. Le reste du corps de l'Ascidie était en décomposition.

Ces genres représentent un très important chaînon dans l'explication de l'évolution branchiale.

Les plis sont hauts, composés d'au moins 8 à 10 sinus longitudinaux. Les infundibula sont très élevés sous les plis. Les parois pleines formées par les sinus transverses de premier ordre (parois transverses) sont développées de l'apex du pli jusqu'à sa base. Entre ces parois se loge l'infundibulum étroit en haut du pli, qui s'élargit et devient tangent aux parois transverses à partir du 3e sinus longitudinal (fig. 9, s.l. 3); il y a alors soudure entre la paroi transverse et la lame fondamentale. Les stigmates s'interrompent

Source : MNHN, Paris

donc á ce niveau. Ainsi dans la partie basale du pli et dans l'espace entre les plis, les stigmates se découpent uniquement dans les plans latéraux des plis.

Au-dessus du sinus longitudinal n° 3 (s.l. 3) et jusqu'au sinus n° 2, les faces antérieures et postérieures de l'infundibulum se décollent de la paroi transverse de 1er ordre. Les stigmates sont régulièrement recoupés sous le sinus transverse de 2e ordre. Ainsi les stigmates sont en forme de C, dont la courbure est orientée vers l'avant ou vers l'arrière. Les sinus transverses de 3e ordre existent et forment un pont au-dessus des stigmates (*sinus parastigmatiques*, s.p.).

Au niveau du sinus longitudinal n° 2 (s.l. 2) une paroi transverse de second ordre se forme découpant en deux l'apex de l'infundibulum (c'est la disposition qui s'était amorcée chez *C. singularis* et *C. regularis*). Nous allons trouver deux infundibula secondaires sous le pli axial. Le stigmate qui les forme est indivis et décrit 4 à 6 tours de spire.

Sous certains sinus parastigmatiques (s.t. 3) nous observons un cloisonnement des stigmates dans la partie basale du pli. Ceci annonce une multiplication des rangées de stigmates.

Ces deux genres sont encore primitifs au point de vue branchial et montrent comment, à partir d'un unique stigmate spiralé, on peut obtenir des rangées transversales de sinus longitudinaux.

Cet aspect de la branchie adulte de *Hartmeyeria* va se retrouver sur une branchie de jeune *Microcosmus*.

5° La branchie dans le genre *Microcosmus* (fig. 10-11-12-13).
(Accélération, gradient et anomalies de développement.)

Le genre *Microcosmus* représente le moins évolué des trois grands genres de la sous-famille. Nous avons étudié sa structure chez des individus très jeunes (1,5 mm), en pleine croissance (2 cm) et adulte chez *M. sabatieri* (espèce qui atteint 20 cm.)

Le jeune *M. sabatieri* (1,5 à 2 mm) possède seulement six plis branchiaux contre 7 chez l'adulte. La figure 10 représente le pli n° 6 le plus ventral. Le sinus longitudinal primitif existe sur toute la longueur de la branchie. Les sinus n° 2 et n° 3 apparaissent d'avant en arrière et du côté dorsal par rapport au sinus n° 1. Il devient quasi impossible de déterminer l'ordre des sinus transverses, nous ne savons pas combien de protostigmates se sont formés dans la branchie, surtout dans la partie postérieure du corps. Nous parlerons donc de *sinus transverses interstigmatiques* lorsqu'ils sépareront deux rangées de stigmates, et de *sinus parastigmatiques* lorsqu'ils formeront un pont au-dessus des stigmates.

Chez le jeune, dans la partie antérieure de la branchie, on observe des infundibula très plats et peu développés, où les stigmates décrivent au maximum un tour de spire. Ce stigmate se découpe très vite pour donner des stigmates longitudinaux qui migrent entre les plis, repoussés par de nouveaux stigmates longitudinaux.

Dans l'infundibulum le plus antérieur (fig. 10) deux stigmates spiralés participent à son élaboration. Dans toutes les préparations de très jeunes *M. sabatieri*, nous avons observé ce phénomène. Chez les individus en pleine croissance ou chez les exemplaires adultes nous n'avons jamais rencontré

Source : MNHN, Paris

deux stigmates au sommet d'un pli. Chez les autres espèces de *Pyurinae* que nous avons observées, ce phénomène ne semble pas exister et un seul stigmate édifie l'infundibulum.

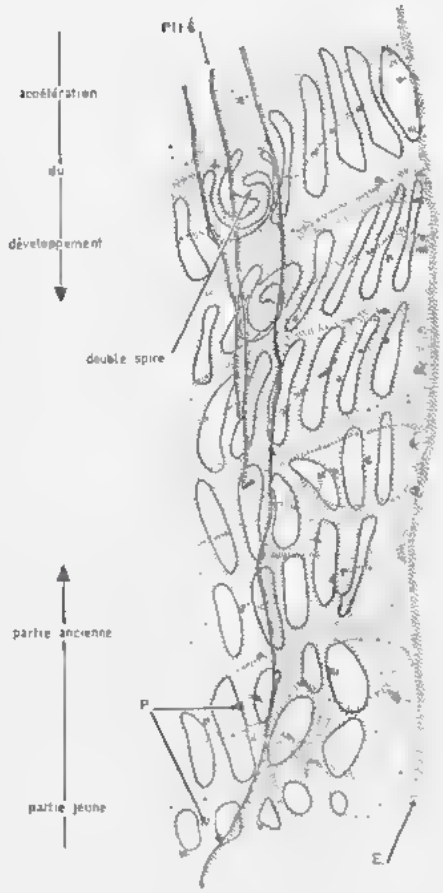

FIG. 10. — *Microcosmus sabatieri* : branchie d'un jeune de 1,5 mm; le pli n° 6 et le bord de l'endostyle. (E. endostyle; P. papilles.)

Chez les *Molgulidae*, en règle générale, deux stigmates s'enroulent pour former les infundibula. Il existe au moins une exception : *Molgula tumulus* (Quoy et Gaimard) 1824, d'après les figures très précises de PIZON 1898 effectuées d'après le matériel original. Le nombre de stigmates, malgré les trois exceptions (1 chez les *Pyuridae*, 2 chez les *Molgulidae*) semble être un des meilleurs critères branchiaux pour séparer les deux familles.

Chez le jeune *M. sabatieri*, dans la partie moyenne et postérieure de la branchie, on trouve, sous les plis, des stigmates longitudinaux formés directement sans intervention de spirales préalables. Dans la partie tout à fait postérieure existent des stigmates ronds formés probablement indépendamment les uns des autres sur l'emplacement d'un protostigmate.

On peut admettre dans ce cas une accélération et une condensation du développement. Le stade à stigmate spiralé existe dans la partie antérieure de la branchie, dans la partie moyenne les stigmates acquièrent

Source : MNHN, Paris

par leur simple croissance une forme longitudinale, et dans la partie postérieure, le stade protostigmate est sauté.

Dans toute la branchie, les sinus longitudinaux vont pousser des papilles qui se réuniront pour former des sinus transverses parastigmatiques. Dans la partie postérieure cette formation semble un peu anarchique.

Les exemplaires de 2 cm pour la même espèce ont sept plis branchiaux (fig. 11). Ces plis sont élevés et possèdent de nombreux sinus longitudinaux. La croissance du pli s'effectue par le sommet.

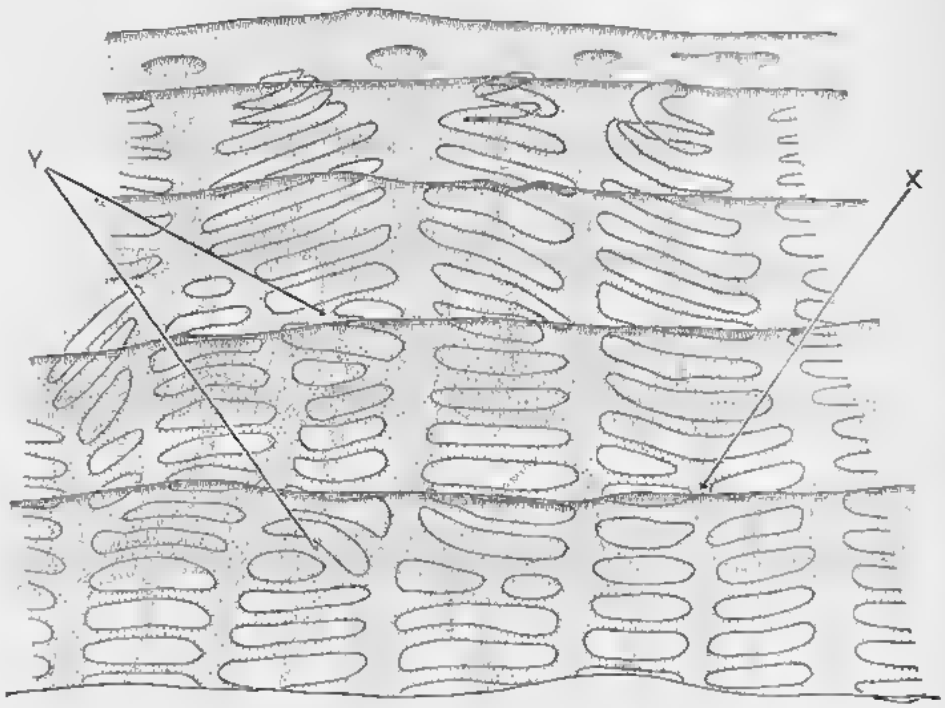

FIG. 11. — *Microcosmus sabatieri* : sommet d'un pli d'un jeune de 1 cm. (X : point de recloisonnement des stigmates; Y : point de chevauchement des nouveaux stigmates.)

Un sinus longitudinal apparaît dorsalement par rapport au sinus axial. Il se forme à partir de papilles poussées sur les sinus tranverses interstigmatiques. Sur les plis c'est le seul mode d'apparition des sinus longitudinaux.

Chaque sinus interstigmatique va former une paroi transverse qui va isoler deux infundibula. L'unique stigmate spiralé axial, et là nous n'en avons jamais observé deux, décrit 1,5 ou 2 tours de spire, dans l'espace situé entre le sinus axial et les deux sinus complets qui lui sont contigus. Plus bas sur le pli, les parties avant et arrière de l'infundibulum se sont soudées aux parois transverses et les sinus se percent uniquement sur les faces latérales du pli. Chaque infundibulum possède 1 sinus parastigmatique.

Cette croissance apicale va suffire pour former tous les sinus longitudinaux du pli, mais tous les stigmates définitifs ne seront pas formés de

Source : MNHN, Paris

cette manière. Il va s'installer sur les faces des plis une croissance intercalaire. Cette croissance s'effectuera selon deux processus différents :

1) Certains stigmates vont se fragmenter et les deux extrémités croîtront pour réaliser deux stigmates égaux et parallèles (fig. 11, y). Ce premier type assure la croissance transverse du pli;

2) Une rangée de stigmates se recoupera sous un sinus parastigmatique (fig. 11, x) pour donner deux rangées. Le sinus parastigmatique deviendra interstigmatique et deux nouveaux sinus parastigmatiques apparaîtront, formant un pont au-dessus des nouveaux stigmates. Ce type de croissance assure l'allongement longitudinal du pli.

Dans l'espace situé entre deux plis, la croissance est différente :

1) Un certain nombre de sinus longitudinaux, apparus sur les plis migrent, accompagnés de leurs stigmates, vers l'espace situé entre les plis. La multiplication intercalaire des stigmates va reprendre et les mailles (espace situé entre deux sinus longitudinaux et deux sinus transverses interstigmatiques) s'allongent transversalement.

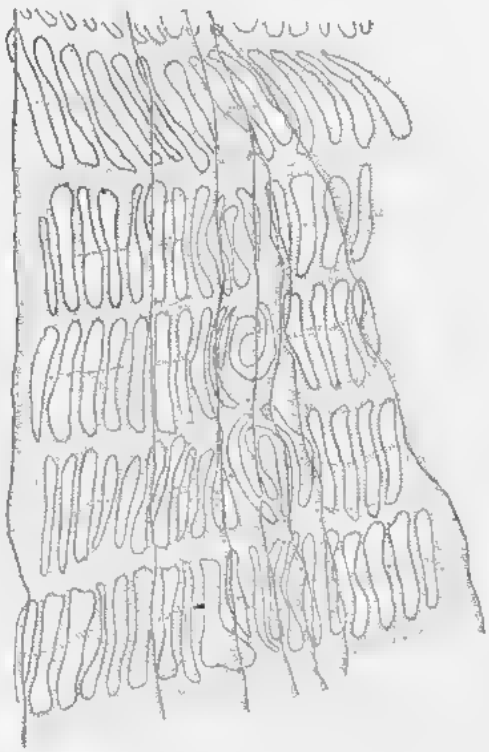

FIG. 12. — *Microcosmus polymorphus* : sommet d'un pli ouvert montrant la disparition des spirales.

2) Quelques sinus longitudinaux vont apparaître indépendamment les uns des autres et sans rapport avec les sinus préexistants. Cet accroissement sera figuré en détail chez *Pyura microcosmus* (fig. 14).

Chez l'adulte de grande taille la croissance apicale de la branchie est pratiquement stoppée. Chez *M. sabatieri*, *M. vulgaris*, *M. claudicans* des

Source : MNHN, Paris

restes de spirale (1/2 à 1 tour de spire) sont visibles mais seule la croissance intercalaire persiste. Chez certaines espèces telles que *M. polymorphus*, les restes de spirales peuvent même disparaître. La figure 12 représente un pli fendu jusqu'à son sommet et étalé sur une lame. On observe sur cinq infundibula deux spirales et trois apex qui en sont complètement dépourvus.

Un problème se pose. Nous avons signalé que, chez les très jeunes *M. sabatieri*, les infundibula étaient plats, que dans toute la partie postérieure de la branchie il n'y avait pas de spirale et que dans la partie antérieure la spirale était souvent double. Par contre dans le jeune de 2 cm toute la branchie était formée de spirales simples bien nettes. Il y a là une contradiction.

Nous pouvons l'expliquer grâce à l'hypothèse suivante :

Le début du développement est rapide, l'apparition des structures branchiales se fait très vite. L'ordre des stades évolutifs est bousculé, certains sont sautés : il y a condensation du développement.

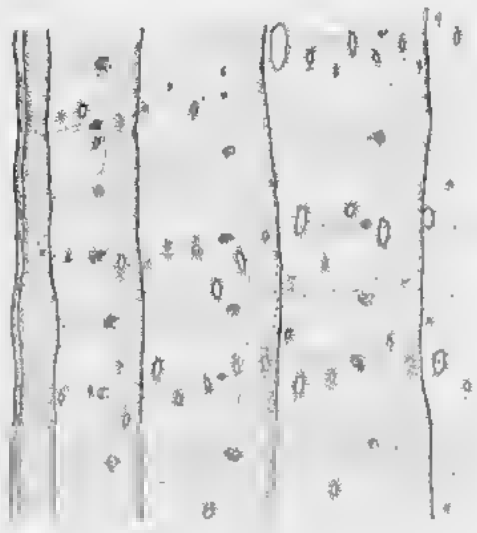

FIG. 13. — *Microcosmus nudistigma:* sommet d'un pli.

Les protostigmates postérieurs n'apparaissent pas selon une fente mais en plusieurs perforations. Chaque fragment de stigmate croît. Ceci est montré par l'aspect désordonné de la partie postérieure de la branchie (fig. 10). Sous les sinus longitudinaux fondamentaux le futur pli s'organise en infundibulum. Le, ou les stigmates qui se trouvent sous le sinus axial commencent à se spiraliser. Dans la partie antérieure de la branchie, il s'agit d'une formation normale, dans la partie moyenne et postérieure d'une néo-formation.

Chez le jeune de 2 cm en plein développement les doubles spirales ont disparu, l'un des stigmates étant devenu prépondérant. Toutes les spirales sont formées et la croissance se fait normalement par l'apex. Lorsque la croissance est terminée, les spirales ont tendance à se découper et à disparaître.

Source : MNHN, Paris

Ce phénomène d'accélération et de condensation du développement est beaucoup plus net chez les espèces les plus évoluées du genre *Pyura*.

Nous devons signaler que cette évolution branchiale, telle que nous l'avons décrite, est celle de *M. vulgaris* et *M. sabatieri*, grandes espèces peu évoluées.

Dans ces genres comprenant de nombreuses espèces se trouvent toujours des types aberrants.

M. nudistigma (fig. 13) ne présente plus de véritables stigmates. La branchie s'étend par croissance des plis et des sinus suivant le processus ordinaire. Mais, à la place des stigmates, la lame fondamentale de la branchie s'étend sans perforations primaires. Les perforations apparaissent indépendamment les unes des autres par néo-formation. Elles s'étendent dans les mailles de la branchie. Elles ne sont pas ciliées, nous les avons appelées « pseudostigmates ».

6° La branchie dans le genre *Pyura* (fig. 14).

Nous avons étudié le développement et les stades jeunes chez *P. microcosmus* de Roscoff. A une taille de 1,5 mm le jeune de cette espèce possède six plis branchiaux, le 2e et le 6e sont réduits à un sinus. Pour le second, il s'agit du rappel du caractère primitif observé chez *Cratostigma* et *Boltenia*.

La figure 14 représente les 2/3 postérieurs de la branchie droite d'un jeune de *P. microcosmus*. On peut observer l'apparition des sinus longitudinaux sur les plis et leur néo-formation entre les plis (fig. 14, x). Les sinus longitudinaux se prolongent postérieurement, au-delà de la lame fondamentale, en papilles allongées. C'est un phénomène que l'on retrouve chez les adultes de nombreuses espèces de *Pyura*.

Cette fois les spirales ont complètement disparu et l'ensemble des stigmates se forme par croissance intercalaire. Celle-ci est beaucoup plus active sous les plis qu'entre les plis. La partie tout à fait postérieure de la branchie montre le même phénomène de condensation du développement que chez les *Microcosmus*. Même dans la partie antérieure de la branchie certains stigmates apparaissent par néo-formation.

Chez les individus en pleine croissance, les plis s'accroissent par la partie apicale, là où les sinus longitudinaux apparaissent, mais on ne peut y observer de spirale nette. Chez les adultes de *P. microcosmus*, il ne semble exister nulle part de spirales.

Chez certaines espèces de *Pyura (P. vittata, P. dura)*, des spirales (1/4 ou 1/2 tour de spire) sont encore visibles. Mais chez les espèces les plus évoluées, *P. mirabilis*, *P. tessellata* ou *P. microcosmus* il n'en existe plus trace. Ces espèces représentent vraiment le terme de l'évolution branchiale amorcée avec les *Heterostigma*.

Les structures branchiales des genres *Heterostigma*, *Cratostigma*, *Hartmeyeria*, *Microcosmus* et *Pyura* forment une série évolutive complète qui démontre l'homogénéité profonde de la sous-famille. Nous devons pourtant remarquer une importante diversité de la branchie dans les genres primitifs. Aucune des espèces examinées ne se trouve exactement dans la lignée évolutive. La branchie des *Cratostigma* ne dérive pas de celle d'une espèce précise d'*Heterostigma*, mais de la branchie indifférenciée de l'archétype du genre.

Nous considérons que la branchie des *Microcosmus* est moins évoluée

Source : MNHN, Paris

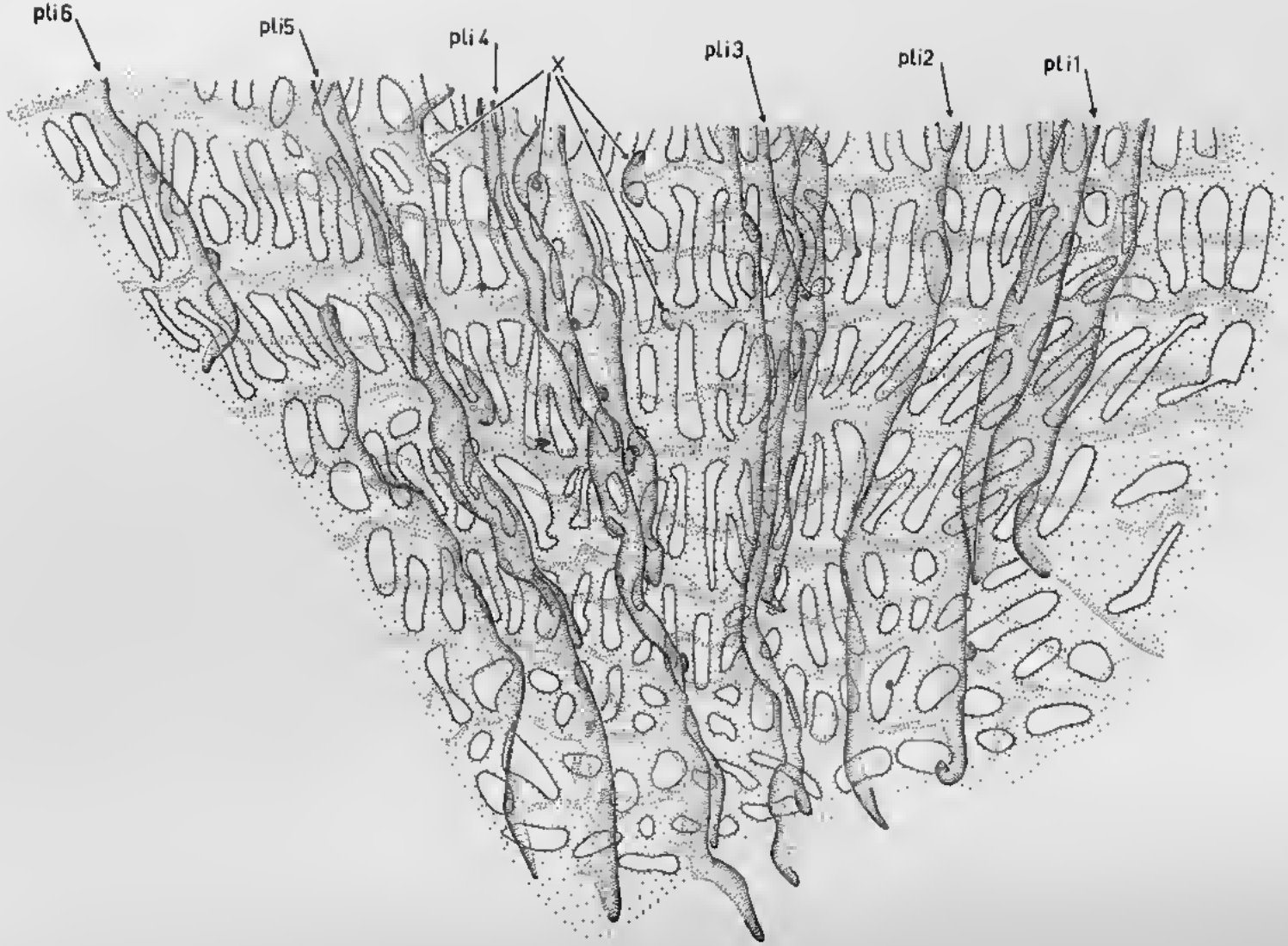

Fig. 14. — Pyura microcosmus : partie postérieure de la demi branchie droite d'un jeune de 1,5 mm. (X : papilles de formation des sinus longitudinaux sur les plis et entre les plis.)

Source : MNHN, Paris

que celle des *Pyura*, mais que le genre *Pyura* ne dérive pas du genre *Microcosmus*. Il faut rechercher un ancêtre commun entre les genres *Cratostigma*, *Hartmeyeria* et *Clenyura*. C'est l'étude de l'évolution des autres caractères qui permettra d'élucider ce problème.

b) Évolutions divergentes

Si la majorité des genres et des espèces de *Pyurinae* s'inscrit dans la ligne évolutive principale il existe néanmoins deux genres qui représentent deux autres directions évolutives.

1° Le genre *Bolteniopsis* (fig. 15).

Une seule espèce de ce genre est connue à Roscoff et sur la côte Atlantique du Maroc. La branchie de l'adulte comporte cinq plis méridicus bien marqués (quelques exemplaires n'en présentent que quatre). Les plis sont constitués d'une dizaine de sinus très rapprochés, à l'exception du pli n° 5 formé de quatre à six sinus. Il n'est pas possible de mettre en évidence une réduction du pli n° 2. A notre avis, ce pli embryonnaire a disparu, ce qui explique la présence de cinq plis seulement dans la branchie.

L'aspect de la branchie des exemplaires âgés de *B. prenanti* rappelle celui des jeunes de *Microcosmus*.

La partie antérieure est formée d'infundibula bien développés. Entre les plis, ceux-ci sont divisés pour former deux rangées de stigmates transverses. La partie plus postérieure de la branchie paraît assez anarchique, elle possède trois ou quatre rangées de stigmates plus ou moins allongés et spiralés. La partie tout à fait postérieure est constituée par des fragments de protostigmates souvent très longs.

La branchie de *Bolteniopsis* présente le même phénomène que celle de *Heterostigma*; toutes deux montrent chez l'adulte un gradient d'évolution antéropostérieur. Ces deux genres groupent des espèces de petite taille á caractères juvéniles.

Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer la place systématique de ce genre. On peut considérer la branchie comme primitive, dérivant directement du genre *Heterostigma* et la placer, dans l'échelle évolutive, au niveau des *Cratostigma*. La présence de fragments de protostigmates recoupés par plusieurs plis branchiaux pourrait le laisser supposer.

Mais il est aussi possible de la considérer comme une *Pyura* régressée en considérant que l'aspect inachevé de la branchie est dû à une néoténie évolutive provoquée par la petite taille. En effet, *Bolteniopsis* est de très loin la plus petite espèce de *Pyuridae* non interstitielle : 0,4 à 0,5 cm alors que les *Pyura* les plus petites mesurent de 1 à 1,3 cm.

En raison de la forme évoluée des infundibula, du nombre très élevé de sinus par plis, de la présence de sinus entre les plis, de l'absence du pli n° 2 de la branchie, nous considérons *Bolteniopsis* comme un stade régressé dérivant d'un rameau de la famille très évolué du point de vue branchial.

2° Le genre *Bathypera* (fig. 16).

Nous n'avons pas pu examiner nous-même ce genre aberrant de grande profondeur. Il ne contient que trois espèces, et nous ne disposons que de quatre figures publiées de la branchie de ce genre.

B. ovoida figurée par Van Name 1945, possède 9 plis branchiaux.

Source : MNHN, Paris

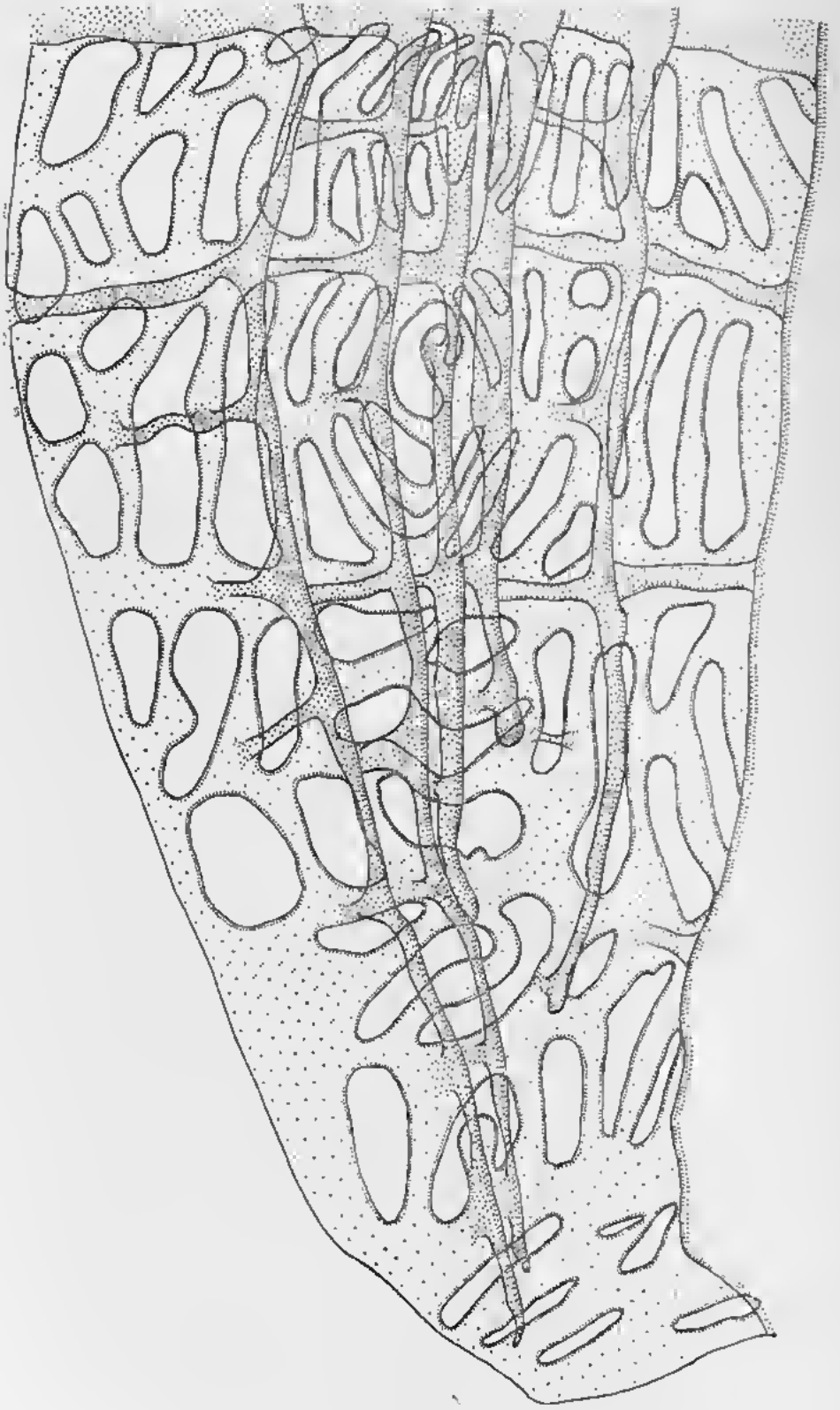

FIG. 15. — *Bolleniopsis prenanti* : partie postérieure et ventrale de la branchie.

Source : MNHN, Paris

La figure représente le sommet d'un pli. Le réseau de sinus longitudinaux et transverses semble bien développé; rien d'irrégulier n'est figuré ni cité. Les stigmates : « Stigmate small and irregularly distributed, usually short elliptical, but in some regions somewhat curved. Those of the infundibula generally smaller than those between the folds ».

La figure donnée par VINOGRADOVA (1962) à propos de *B. hastaefera*, représente un espace entre les plis, les stigmates sont allongés, tout à fait ordinaires.

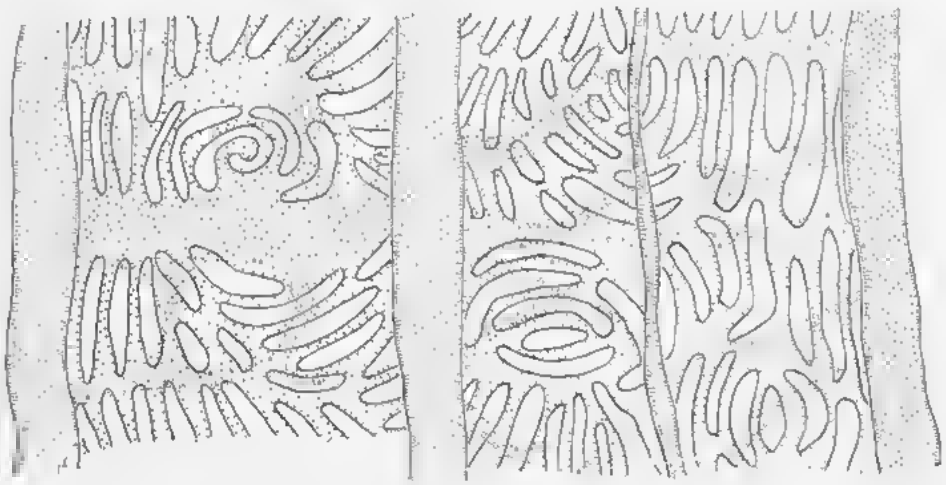

FIG. 16. — *Bathypera splendens* : détail de la branchie entre deux plis (d'après HERDMAN 1913).

B. splendens, tel qu'il est figuré avec précision par HERDMAN 1923, montre les caractères les plus intéressants. Nous avons reproduit cette figure (fig. 16).

Ce fragment de branchie a été pris entre deux plis. Il montre des sinus longitudinaux bien développés, mais entre eux existe un réseau de sinus transverses superficiels qui ne coïncide pas avec les sinus transverses fondamentaux. Dans les mailles, les stigmates sont, soit longitudinaux, soit irréguliers, soit, enfin, groupés en infundibula. Les infundibula ne possèdent pas de rapports avec les sinus longitudinaux.

L'aspect des branchies de *B. ovoida* et *B. splendens* suggère une importante néo-formation de stigmates.

La branchie de ce genre est donc aberrante, elle ne s'inscrit pas dans la lignée évolutive, mais nous devons remarquer que tous les caractères que nous y observons ont déjà été rencontrés et cités chez des espèces appartenant à la lignée.

2) Les genres de la lignée évolutive principale.

a) LE GENRE *HETEROSTIGMA*, ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1924

Le genre fut défini d'emblée dans son sens actuel par ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1924. Puis cet auteur en élargissait la diagnose en 1928. MONNIOT C. et F. MONNIOT (1961) revinrent à la diagnose originale.

Source : MNHN, Paris

Cette diagnose permet de grouper, presque sans modification les quatre espèces que nous connaissons de ce genre. Mais nous l'estimons trop étroite. C'est la structure branchiale qui est le seul caractère important. Nous devons admettre que ce genre peut grouper des espèces ayant de grandes variations dans l'organisation des autres organes.

Nous proposons donc une nouvelle diagnose :

Pyurinae présentant un gradient de structure branchiale antéro-postérieur. Protostigmates découpés dans la partie antérieure entre les six sinus longitudinaux isolés. Les stigmates ainsi formés se spiralisent sous ces sinus. Partie postérieure de la branchie formée de protostigmates indivis.

Les espèces de ce genre actuellement connues ont toutes été décrites ou redécrites récemment.

H. separ Ärnbäck-Christie-Linde, 1924, (Monniot C. et F. Monniot 1963).

H. fagei Monniot C. et F. Monniot 1961.

H. reptans Monniot C. et F. Monniot 1963.

H. gonochorica Monniot F. 1965.

Ces espèces sont toutes interstitielles et présentent une biologie et des adaptations particulières qui ont été étudiées par F. Monniot 1965.

Dans le chapitre précédent nous avons envisagé la diversité branchiale du genre et nous avons remarqué qu'aucune des espèces d'*Heterostigma* n'est vraiment primitive.

Voyons maintenant l'évolution et la diversité des autres organes.

— Les caractères primitifs :

Les tentacules sont simples et peu nombreux. Mais chez *H. gonochorica* les plus grands tentacules prennent une forme en T à leur extrémité. Cet aspect préfigure les tentacules ramifiés des genres plus évolués. Il nous prouve que la faculté de ramification des tentacules est un caractère qui est latent même chez les espèces primitives.

Le tube digestif est peu différencié, les tubes hépatiques sont présents mais isolés les uns des autres. Deux parties distinctes sont contiguës sur l'estomac. Le début de l'estomac et sa face ventrale sont couverts de grosses papilles plates. La partie dorsale est hérissée de petits boutons. Cette structure en deux parties de la glande hépatique est l'une des caractéristiques de la famille. Nous verrons que chez les genres plus évolués elle est souvent masquée.

— Les caractères évolués :

Le raphé forme une lame chez ces espèces, alors qu'il se forme par soudure de papilles distinctes (F. Monniot 1965). Nous discuterons l'évolution du raphé à la fin de ce travail.

— Les caractères adaptés :

Il s'agit en particulier des gonades. L'archétype des *Pyuridae* et la majorité des espèces présentent des gonades sur les deux faces du manteau. Chez *Heterostigma* la gonade droite est seule présente. Elle est d'un type très simple; ses canaux débouchent dans la cavité cloacale. Les œufs sont incubés dans une poche incubatrice différenciée. Ceci doit être considéré comme une adaptation au mode de vie mésopsammique. La plus grande partie de l'espace disponible dans la cavité cloacale est occupée à droite

Source : MNHN, Paris

par le volumineux tube digestif, à gauche par la gonade et la cavité incubatrice. Celle-ci envahit même la face dorsale du manteau. La plupart des *Pyuridae*, bien que le tube digestif soit à gauche retrouvent une certaine symétrie; la gonade droite ayant généralement un encombrement analogue à la gonade gauche plus l'intestin. Nous pouvons donc penser que, dans le cas des *Heterostigma*, la symétrie est acquise avec seulement une gonade à droite. La réduction de l'espace situé à l'intérieur de la boucle intestinale aurait favorisé la disparition secondaire de la gonade gauche.

Une espèce de ce genre, *H. gonochorica*, présente la particularité, unique chez les Ascidies simples, d'avoir des sexes séparés (1).

F. Monniot 1965 invoque une certaine néoténie pour expliquer la plupart des caractères de ce genre, en particulier l'aspect inachevé de la branchie, et le mélange de caractères primitifs et spécialisés. Il est néanmoins certain que ce genre groupe les espèces les plus primitives de la sous-famille, mais qu'elles se sont toutes éloignées du type original, par spécialisation et adaptation très étroite à la vie en milieu mésopsammique.

b) Le genre *CRATOSTIGMA* Monniot C. et F. Monniot 1961

Ce genre que nous avons créé en 1961 comprend trois espèces. Il représente la deuxième étape de l'évolution branchiale des *Pyurinae*.

Diagnose :

Pyurinae à branchie pourvue de six plis longitudinaux, le second à partir du raphé réduit à un sinus. Stigmates spiralés sous les plis; longitudinaux entre les plis. Infundibula individualisés sur toute la hauteur des plis.

Nous avons étudié deux des trois espèces du genre dans des travaux antérieurs, nous ne reprendrons pas ici leur étude morphologique.

Les espèces de ce genre sont adaptées à la vie sur les sédiments meubles. Leur allure est molguliforme, la tunique agglomère les particules sableuses ou vaseuses. Nous avons récolté l'espèce *C. gravellophila* en plongée à l'anse du Troc à Banyuls-sur-Mer, enfouie dans le sable, les siphons ouverts à la surface du sédiment. *C. regularis* a été récolté à Marseille par H. Massé dans un milieu tout à fait analogue.

Comme pour le genre *Heterostigma*, aucune espèce ne peut prétendre ressembler à l'archétype du genre. Au point de vue branchial elles présentent toutes des particularités : l'assymétrie fondamentale de la branchie de *C. regularis*. Le sinus spiralé de l'infundibulum n'est recoupé que sur la face dorsale du pli. Ce caractère, compte tenu de la structure primitive du pli, est évolué et, comme tel, interdit toute évolution ultérieure de l'espèce.

Contrairement à ce qui se passe dans le genre *Heterostigma*, la branchie des *Cratostigma* adultes apparaît comme terminée. Il n'existe plus de gradient évolutif antéro-postérieur. On ne pourra donc considérer ces espèces comme néoténiques.

Le tube digestif est très postérieur, l'estomac est formé de papilles simples d'un seul type. Les tentacules sont simples.

---

(1) La question de gonochorisme chez certaines Ascidies composées est discutée par F. Monniot 1965.

Source : MNHN, Paris

C. singularis possède deux gonades de type archaïque, une de chaque côté, la gonade gauche au-dessus du tube digestif, ce qui ne correspond pas à la position primitive dans l'anse intestinale.

Les deux espèces européennes ne possèdent qu'une gonade sur le côté droit. Les canaux évacuateurs ne sont pas tournés vers le siphon cloacal. Les œufs se développent dans une vaste cavité incubatrice qui couvre toute la partie postérieure du manteau sur la face droite et sous le tube digestif.

Le raphé est lisse dans les trois espèces connues.

Chez *C. gravellophila* deux formations ressemblant à des endocarpes existent sur la partie antérieure du manteau. Ces deux organes énigmatiques ont un rôle inconnu. Ils sont peut-être à rapprocher des organes pariétaux décrits par Ärnbäck-Christie-Linde, Michaelsen et Van Name chez les *Pyura* du groupe *P. bouvetensis*.

Aucun caractère, sauf peut-être la cavité incubatrice, ne permet de déceler des adaptations particulières à un milieu donné. (1)

c) Les genres *HARTMEYERIA* Ritter 1913 et *CTENYURA* Van Name 1918

La diagnose du genre *Hartmeyeria* donnée par Ritter pour *H. triangularis* n'est pas valable. Elle s'appuie, en effet, sur deux caractères, la présence d'un rhizoïde et celle de tentacules cloacaux, qui ne sont pas suffisamment significatifs. Par contre, la structure branchiale justifie pleinement le genre. Mais c'est seulement l'aspect des infundibula figurés par Ritter qui permet de le caractériser clairement. Une seconde espèce a été décrite par Hartmeyer en 1922 : *H. monarchica*. La branchie n'est pas figurée mais l'auteur décrit l'aspect spiralé des stigmates.

Une troisième espèce a été attribuée au genre : *H. orientalis* Oka 1929 = *H. longistigmata* Tokioka 1949 (2). Cette espèce appartient en réalité à la famille des *Molgulidae*.

Nous avons trouvé, en plongée, à l'anse de Troc à Banyuls-sur-Mer un exemplaire d'une petite espèce qui, par ses caractères externes et ses tentacules atriaux, se rapporterait au genre *Hartmeyeria*, tel qu'il est défini par Ritter. L'ensemble de la masse viscérale de cet animal était condensée et à demi décomposée. Dans un angle de la tunique, nous avons pu apercevoir un débris de gonade gauche sur la partie descendante du tube digestif. Nous sommes parvenus à déplier un fragment de la branchie pour en faire une préparation. C'est l'interprétation de ce montage qui est figurée (fig. 9).

Nous n'avons pas pu compter les plis branchiaux ni le nombre de séries d'infundibula.

---

(1) Dans tous les spécimens des deux espèces méditerranéennes de *Cratostigma* que nous avons examinés nous avons trouvé des Copépodes parasites. La cavité branchiale est occupée en grande partie par une femelle adulte de *Gunenotophorus globularis*, Buchholtz 1869. Ce Copépode d'un diamètre de 2 à 3 mm est pratiquement sphérique. La cavité cloacale, elle, était envahie par les jeunes et les mâles de la même espèce.

Les femelles de *G. globularis* sont abondantes à Banyuls-sur-Mer dans plusieurs espèces d'Ascidies en particulier *Clenicella appendiculata* et *Polycarpa pomaria* (sensu lato), mais dans ces deux Ascidies nous n'avons jamais rencontré ni de mâles ni de stades copépodites. Le mâle de *G. globularis* n'avait d'ailleurs jamais été signalé.

(2) Nous remercions ici le Dr T. Tokioka qui a bien voulu nous confier un exemplaire de cette espèce et nous permettre ainsi de préciser sa position systématique.

Source : MNHN, Paris

Nous appellerons cette espèce, nouvelle pour la Méditerranée, *Hartmeyeria sp.* A vrai dire, c'est en raison de son aspect externe et du débris de gonade observé que nous avons classé cette espèce dans le genre *Hartmeyeria* (1). Les caractères branchiaux sont si originaux que nous fonderons la diagnose du genre sur le fragment de branchie que nous avons observé et sur les descriptions des deux autres espèces.

Si l'espèce type du genre *Hartmeyeria* (*H. triangularis*) ne présentait par les mêmes caractères elle devrait appartenir au genre *Microcosmus* et l'espèce de Banyuls-sur-Mer devrait être considérée comme le générotype d'un genre nouveau.

Pour le moment, nous proposons pour le genre *Hartmeyeria* la diagnose suivante :

Pyurinae dont la branchie possède de véritables plis branchiaux. Sous les plis les infundibula primaires se dédoublent pour former deux infundibula secondaires. Le stigmate spiralé de chaque infundibula décrit plusieurs tours de spire. La partie commune aux deux infundibula secondaires (reste de l'infundibulum primaire) est occupée par un seul sinus spiralé qui, dans la partie antérieure du pli, n'est découpé que sous les sinus transverses de second ordre. La partie basale des plis et la zone située entre les plis sont occupées par des stigmates longitudinaux.

Le raphé de ce genre est lisse, les tentacules sont ramifiés mais il n'existe que peu de branches secondaires.

Une gonade est présente de chaque côté, massive, les parties mâle et femelle intimement mêlées. La gonade gauche possède un apex à l'intérieur de la boucle intestinale. La partie distale de la gonade se développe par-dessus la branche descendante du tube digestif. Les canaux s'ouvrent près du siphon cloacal.

Générotype *Hartmeyeria triangularis* Ritter 1919 (compte tenu des réserves exposées ci-dessus).

Les caractères branchiaux macroscopiques de *H. triangularis* et de *H. monarchica* sont très primitifs. Ces deux espèces possèdent six plis branchiaux constitués par un nombre réduit de sinus. Le pli n° 2 est réduit à un sinus unique (caractère très primitif). L'espèce de Ritter ne semble pas posséder la propriété de former des sinus longitudinaux entre les plis, tandis que l'espèce de Banyuls en présente. *H. triangularis* apparaît donc comme encore plus primitive que notre *Hartmeyeria sp.*

Le genre *Ctenyura* ne comporte qu'une espèce : *C. intermedia* Van Name 1918.

Van Name le définit de la manière suivante :

« Differs from *Pyura* Molina 1810, in having reproductive organs on « the right side only. These consist of small oval masses containing both « eggs and testes arranged along a common oviduct (probably accom- « panied by a common sperm duct) with which they communicate by short

(1) Il nous a été impossible de retrouver un autre exemplaire de cette espèce malgré plusieurs plongées et de nombreux dragages effectués sur le même fond.

Source : MNHN, Paris

« branches, along the summit of each fold the wall of the branchial sac « is raised to small infundibula upon which the stigmata exhibit a spiral « arrangement ».

Nous estimons que cette diagnose doit être légèrement modifiée. Les caractères concernant l'appareil génital ne sont pas génériques. De nombreux *Pyura* possèdent une seule gonade à droite. La partie de la diagnose décrivant la branchie doit être précisée. La figure donnée par Van Name montre que les plis branchiaux sont du même type que ceux du genre *Hartmeyeria*.

Nous proposons la diagnose suivante :

Pyurinae ayant une branchie primitive du même type que celle du genre *Hartmeyeria*.

Tentacules ramifiés.

Raphé découpé en languettes.

Au moins une gonade du côté droit formée d'une double rangée de lobules hermaphrodites réunis par un oviducte et un spermiducte.

De la description donnée par Van Name nous pouvons tirer les conclusions suivantes : la branchie, bien que peu évoluée au niveau du sommet des plis, ne présente plus le caractère primitif de la réduction du pli n° 2. Par contre un autre caractère primitif subsiste : sur les plis les sinus longitudinaux paraissent portés par des petits pédoncules comme chez *Cratostigma*.

Le tube digestif paraît très primitif. Il est recouvert de papilles simples sur sa face antérieure seulement.

Van Name estime que l'absence de gonade sur la face gauche de la branchie est un critère important pour séparer le genre *Ctenyura* du genre *Pyura*. D'autre part cette gonade droite, formée de lobules disposés de part et d'autre des canaux génitaux, ressemble beaucoup aux gonades de la majorité des espèces du genre *Pyura*. Nous discuterons à propos du genre *Pyura* les cas similaires de réduction ou de dédoublement de gonades. Nous estimons que ces caractères ne peuvent justifier de coupures génériques.

Les deux genres *Hartmeyeria* et *Ctenyura* sont à un stade tout à fait similaire de l'évolution branchiale. Ils marquent une très importante étape dans l'évolution de la famille, mais diffèrent beaucoup l'un de l'autre par la structure de leurs gonades.

Les gonades du genre *Hartmeyeria* sont massives, formées de lobes peu nombreux étroitement soudés. La glande gauche s'étend de la partie du manteau enfermée dans l'anse intestinale à la branche descendante du tube digestif et s'ouvre près du siphon cloacal. Cette disposition est la caractéristique la plus importante des gonades du genre *Microcosmus*. De plus le raphé d'*Hartmeyeria* est lisse et continu comme celui des *Microcosmus*.

La gonade de *Ctenyura*, elle, est du type de celles des *Pyura*. Le raphé est découpé en languettes dans les deux genres.

Hartmeyeria et *Ctenyura* sont donc placées un peu après la division de la sous-famille en deux rameaux divergents, *Heterostigma* et *Cratostigma* formant le tronc commun.

Nous étudierons successivement ces deux rameaux en commençant par celui qui a poussé le moins loin son évolution : le genre *Microcosmus*.

Source : MNHN, Paris

d) Le genre *MICROCOSMUS* Heller 1877

Jusqu'ici nous n'avons étudié que des genres comprenant peu d'espéces, généralement de petite taille et rencontrées exceptionnellement. Le genre *Microcosmus*, au contraire, groupe des espèces évoluées, de grande taille, abondantes dans toutes les mers tempérées et tropicales. Aucune liste d'Ascidies trouvées en une région donnée n'est dépourvue d'espèces du genre *Microcosmus*.

Certaines ont été parmi les toutes premières Ascidies décrites. Pourtant le genre *Microcosmus* ne fut créé qu'en 1877. La diagnose donnée par Heller était la suivante.

« Die testa lederartig, fest, dehnbar. Aufnahms — und Auswurfsöff nung vierlappig, ohne Augenflecken. Die Tunica meist ziemlich dick, die Muskelstränge eng an einander geschlossen und eine zusammenhängende Lage bildend. Die Ringfalte vor dem Tentakelwal deutlich entwickelt. Die Tentakel stets verästelt der Keimensack gefaltet, mehr als vier Falten beiderseits. Das Kiemengitter nicht unterbrochen, aus viereckigen Feldern bestehend, mit länglichen, ziemlich regelmässig verlaufenden Kiemensplaten in jedem Felde. Die längs der Rückenseite in der Mitte verlaufende Falte mit glattem Rande. Der Darm auf der linken Seite gelagert, der Magen von einer lappingen Leber an der Oberfläche bedeckt, der Darmschlauch eine enge Schlinge bildent, ohne innere Leitfalte. Die Geschlechtsdrüsen beiderseits entwickeld, mehr oder weiniger gelappt ».

Cette diagnose est insuffisante car elle ne précise pas le stade d'évolution branchiale. Mais surtout un seul des caractères importants est signalé : le raphé lisse. La forme des gonades et leur disposition sont tout aussi importantes mais non décrites.

Nous proposons la diagnose suivante :

Pyurinae généralement de taille moyenne ou grande.

Branchie évoluée ne présentant pas chez l'adulte de gradient antéro-postérieur d'évolution, infundibulum primaire divisé en nombreux infundibula secondaires. Faces antérieures et postérieures des infundibula soudées aux parois transverses de divers ordres au moins jusqu'au niveau de la dernière division des infundibula. Tendance à former des papilles sur les sinus transverses.

Raphé lisse en lame.

Une gonade massive de chaque côté; la gonade gauche a son apex situé dans l'anse intestinale et croise la branche descendante du tube digestif.

Ce sont les deux derniers paragraphes de la diagnose qui sont les plus importants, et c'est leur combinaison qui définit le genre.

Aspect moyen.

La diagnose telle que nous sommes obligé de la donner ne conduit pas à une idée de l'aspect du genre. C'est pourquoi nous croyons utile de décrire un type moyen.

Cette *Pyurinae* de grande taille a une tunique épaisse, rugueuse, chargée d'épibiotes, quelquefois de sable. Les siphons montrent des bandes trés colorées. La face interne de la tunique apparaît nacrée dès que l'on ouvre l'animal.

La musculature puissante rend le corps opaque, et les fibres qui la composent sont larges, nettement apparentes sous l'épithélium externe.

Source : MNHN, Paris

Les *tentacules*, nombreux, de plusieurs ordres sont très ramifiés, branchus.

Le *raphé* lisse se présente en lame dressée dont le bord libre est mince.

La *branchie* est pourvue de cinq à douze plis méridiens élevés (généralement six ou sept plis). Les sinus longitudinaux, toujours bien nets, donnent un aspect régulier à la branchie à l'œil nu.

Le *tube digestif* en boucle fermée, porte, au niveau de l'estomac, des tissus différenciés en « foie ».

Les *gonades* massives, restent souvent empâtées. La gonade gauche recouvre la branche descendante du tube digestif. Le plus souvent ce tube digestif semble plutôt creusé dans la gonade.

Limites de diversité.

Si l'aspect moyen est rugueux à tunique épaisse certaines espèces possèdent une tunique mince couverte de sable. Les ornementations externes des *Microcosmus* sont rares et toujours discrètes.

Les tentacules ont une allure très constante, ils sont toujours nombreux et très ramifiés.

Le nombre de plis branchiaux varie peu. La majorité des espèces possède six ou sept plis branchiaux. Les espèces à cinq plis en possèdent en réalité six, le pli n° 2 étant réduit à un ou deux sinus rapprochés. Au-delà de huit nous trouvons des espèces dont le nombre de plis n'est pas fixe, mais ce nombre ne dépasse pas onze ou douze.

La trame branchiale régulière possède pour beaucoup d'espèces du genre des papilles sur les sinus longitudinaux. Une seule espèce *(M. nudistigma)* est dépourvue de vrais stigmates. Certaines populations semblent avoir des branchies anormales (pas de sinus entre les plis). La structure fine de la branchie est sans doute le caractère le plus variable du genre.

Le tube digestif est peu diversifié.

Les gonades sont très constantes dans leur forme et leur structure. Elles sont toujours massives et s'étalent sur le manteau. Chez certaines espèces elles prennent l'allure de grands lobes ronds alignés sur les canaux comme sur une broche. Dans l'ensemble du genre la gonade droite est plus développée que la gonade gauche et les conduits débouchent plus postérieurement. Il existe néanmoins certaines espèces où l'inverse se produit (Ex. *M. multitentaculatus* où la gonade droite est réduite à un lobe).

La gonade gauche, elle, va montrer deux tendances : 1°) l'étalement de la partie mâle sur le tube digestif. Amorcé chez *M. glacialis* déjà net chez *M. sabatieri*, ce phénomène atteint son développement maximal chez *M. multitentaculatus*. 2°) La partie apicale de la gonade se réduit et la boucle intestinale, large au départ, se rétrécit. Nous pouvons également citer la série suivante : *M. savignyi* avec une anse large, une courbure secondaire presque nulle; *M. exasperatus* avec une anse fermée dans toute la partie postérieure et une courbure secondaire très prononcée; enfin, l'accentuation de ce phénomène expulse la gonade en dehors de l'anse intestinale, qui est alors très fermée *(M. stolonifera)*. Cette série évolutive fait perdre secondairement à certaines espèces l'un des caractères originaux du genre, le croisement du tube digestif et de la gonade. Mais, dans ce cas limite, l'aspect massif de la gonade gauche reste un critère sûr.

Description de quelques espèces du genre *Microcosmus*.

Dans un travail antérieur (Monniot C. 1962), nous avons donné une

Source : MNHN, Paris

description complète des six espèces de *Microcosmus* rencontrées sur les côtes d'Europe. Nous ne reprendrons pas ici la description de ces espèces.

Trois espèces seront décrites ici : *M. exasperatus*, *M. glacialis* et *M. multitentaculatus*.

Microcosmus exasperatus Hellen 1878

(fig. 17 et 18).

Cette espèce est très répandue dans les mers tropicales. Nous avons pu examiner des échantillons provenant de trois localités très différentes : des Antilles (zone type de l'espèce); de la côte ouest d'Afrique (Pointe-Noire) et des îles Hawaii.

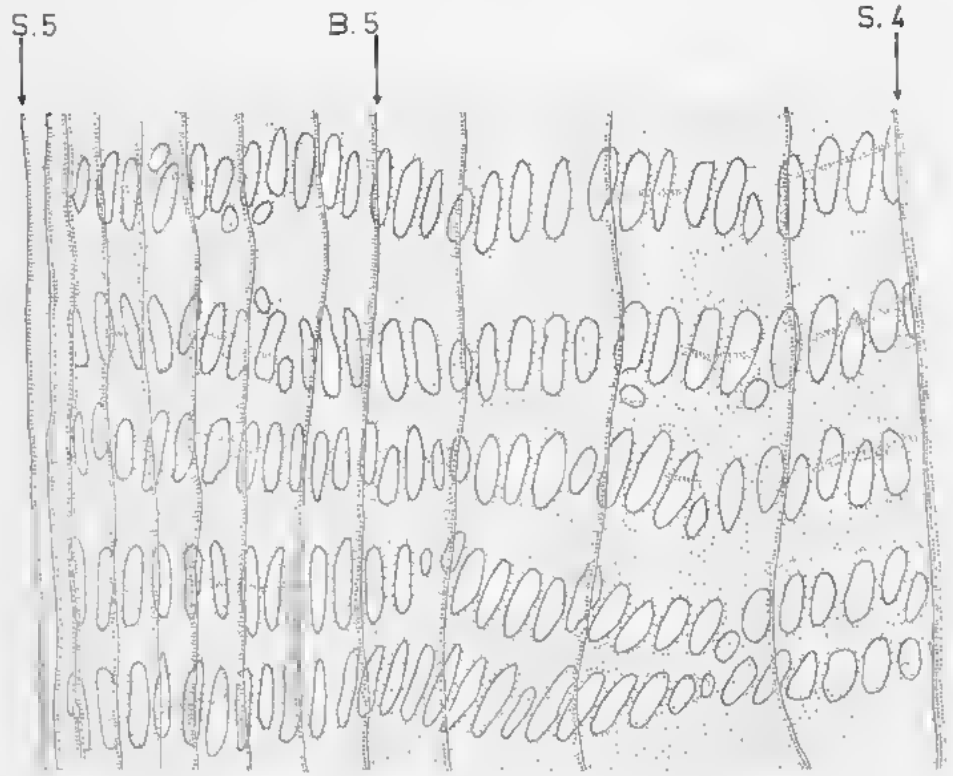

Fig. 17. — *Microcosmus exasperatus* : détail de la branchie d'un exemplaire de Pointe-Noire.

L'examen de ces trois collections nous a convaincu que nous étions en présence de la même espèce, compte tenu de petites variations géographiques que nous envisagerons dans la description de cette espèce. La description sera fondée sur les exemplaires récoltés en grande abondance à Pointe-Noire, nous nous bornerons à signaler les différences observées dans les autres collections.

A Pointe-Noire, il n'existe pas de fonds rocheux infralittoraux. Les *M. exasperatus* ont été récoltés sur les chaînes d'amarrage du dock flottant entre un et trois mètres de profondeur.

Source : MNHN, Paris

La forme générale du corps est banale pour un *Microcosmus*, allongée antéro-postérieurement, fixée par la face ventrale, les deux siphons atteignent le même niveau. La tunique, peu épaisse, rougeâtre ou noirâtre, est résistante et souvent couverte d'épibiotes. Les deux siphons, plus ou moins longs, sont toujours proéminents. Dans les exemplaires récoltés à Pointe-Noire les siphons sont soulignés par quatre rangées de tubercules tunicaux.

Le manteau est mince. Les bandes musculaires fines forment un réseau régulier mais lâche, qui laisse voir les gonades et le tube digestif par transparence.

La coloration est orangée sur le corps, rouge vif sur les siphons. Le siphon buccal est très large.

Les tentacules sont trapus, très ramifiés. Nous en avons compté en moyenne seize de trois ordres à Pointe-Noire, une vingtaine aux Antilles et le même nombre à Hawaii.

Le tubercule vibratile, porté sur un bouton, est de forme très variable.

Le raphé, en membrane lisse, est peu élevé; sa hauteur augmente régulièrement d'avant en arrière. Il perd de la hauteur en abordant l'entrée de l'œsophage mais n'est pas coupé brutalement à ce niveau.

L'endostyle est large et droit.

La branchie a un aspect régulier. Il n'existe pas de papilles sur les sinus transverses.

Chez les exemplaires de Pointe-Noire (fig. 17) nous avons observé en moyenne huit plis complets plus deux incomplets à droite, et à gauche sept plis complets plus deux incomplets. De grosses variations individuelles modifient le nombre de plis. Près du raphé on compte une vingtaine de sinus par pli et six à huit entre les plis. Malgré ce nombre élevé de sinus la hauteur des plis est tout au plus égale à la moitié de l'espace entre deux plis. Dans cet espace on compte cinq à sept stigmates arrondis par maille, contre deux ou trois sur les plis. Il existe quelques sinus parastigmatiques.

Les deux spécimens provenant des Antilles possèdaient, l'un neuf plis de chaque côté presque tous complets, l'autre huit plus deux incomplets à gauche et neuf plus deux incomplets à droite. Les plis sont hauts et se recouvrent les uns les autres (vingt sinus par plis, trois à cinq entre les plis). Les stigmates sont peu nombreux dans chaque maille mais allongés et régulièrement recoupés par des sinus parastigmatiques.

Les caractères branchiaux des échantillons des îles Hawaii sont très proches de ceux des exemplaires des Antilles. Les exemplaires de ces deux collections n'ont pas leur branchie fixée en extension. Il a été possible de colorer et de monter des fragments de branchie mais nous n'avons pu en reproduire le dessin.

Nous avons représenté sur une même figure (fig. 18) le tube digestif et les gonades des trois lots d'exemplaires examinés.

L'œsophage des trois populations est court et rectiligne. Il débouche dans un estomac recouvert d'une masse hépatique. L'estomac des exemplaires de Pointe-Noire est particulièrement volumineux. La disposition du foie est identique dans les trois cas. La division de la masse hépatique en deux lobes principaux d'aspect différent est un phénomène constant dans cette espèce. L'anse intestinale très fermée constitue dans la partie antérieure une boucle; la branche descendante se dispose en forme de S dont la boucle

Source : MNHN, Paris

antérieure est très marquée. Le rectum forme un angle marqué dans les trois populations. Aux Antilles il est très long et sa course est dirigée vers l'avant; à Pointe-Noire, il a la même disposition mais sa longueur est moindre; cette disposition n'est qu'ébauchée à Hawaii. L'anus des trois exemplaires est simple. La courbure et l'allure générale du tube digestif restent malgré tout très semblables.

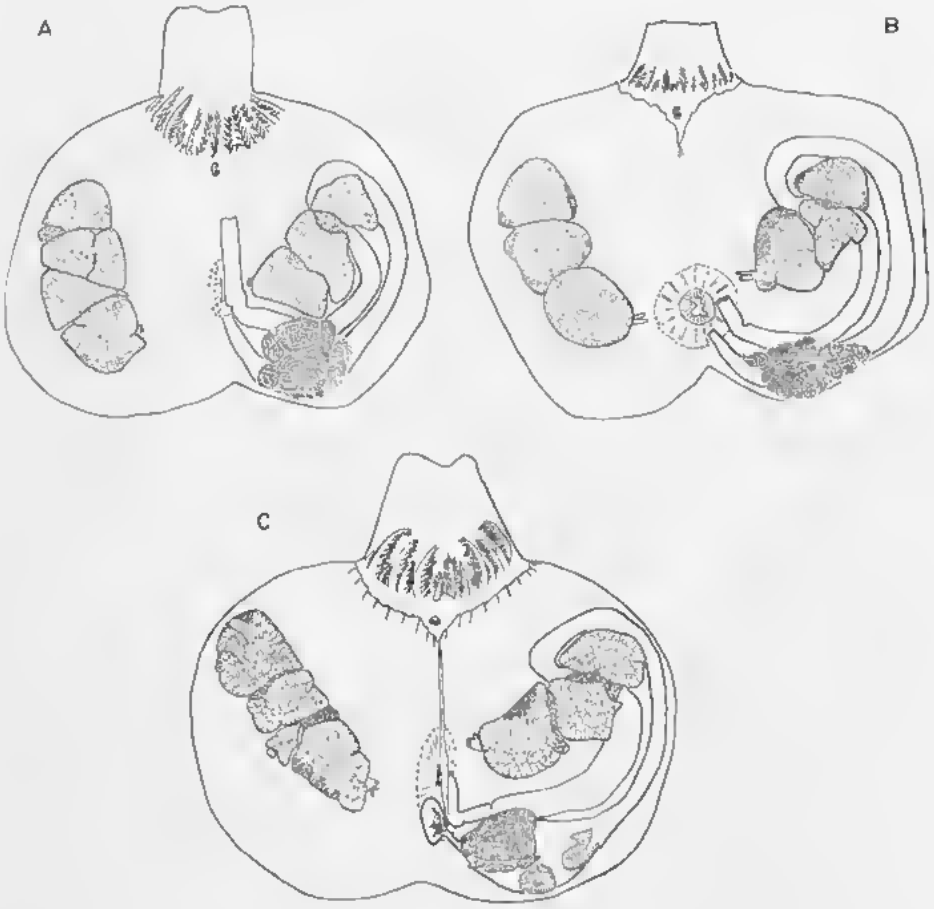

FIG. 18. — *Microcosmus exasperatus* : face interne du manteau; A, exemplaire des Antilles; B, exemplaire d'Hawaii; C, exemplaire de Pointe-Noire.

Les gonades des trois populations sont identiques, compte tenu des variations individuelles. La gonade gauche débouche plus antérieurement que la droite. Il faut remarquer la disposition constante des papilles mâles dans les exemplaires de Pointe-Noire : à droite postérieures à l'oviducte et antérieures à gauche.

Les endocarpes n'existent pas.

Position systématique relative de ces trois collections.

A l'issue de cette description il convient de préciser les raisons pour lesquelles nous considérons qu'il s'agit d'une même espèce. Les différences principales portent sur la branchie, le tube digestif et les gonades.

Source : MNHN, Paris

Éliminons d'abord les différences concernant le nombre des plis branchiaux ce caractère n'étant absolument pas fidèle (voir : p. 20). La structure branchiale des spécimens d'Hawaii et des Antilles est semblable. Seuls les échantillons de Pointe-Noire présentent de notables différences : les plis bien que constitués par le même nombre de sinus longitudinaux, sont bas; l'espace entre les plis contient six à huit sinus, contre trois à cinq pour les autres collections; les stigmates sont courts et arrondis peu recoupés par des sinus parastigmatiques, ceux des autres collections sont longs et régulièrement recoupés, par contre le nombre de stigmates par maille est le même.

Deux remarques s'imposent. D'une part, l'architecture de la branchie : plis et sinus, est tout à fait comparable, d'autre part, la branchie des échantillons de Pointe-Noire présente un aspect rabougri et semble filtrer moins bien que celle des autres collections. Or, à Pointe-Noire, la turbidité des eaux de surface est considérable. La visibilité en plongée ne dépasse guère deux ou trois mètres. Au voisinage du fond elle descend à moins d'un mètre. Il est possible de considérer l'aspect réduit de la branchie du *M. exasperatus* de Pointe-Noire comme une adaptation secondaire à la turbidité.

Le tube digestif et les gonades présentent de faibles différences. La taille du rectum varie. Les exemplaires de Pointe-Noire semblent plus proches du type (Antilles) que de ceux d'Hawaii. Par contre c'est la collection d'Hawaii qui, cette fois, se rapproche le plus du type pour la disposition des lobules hépatiques. Les gonades sont très semblables; on observe cependant de menues différences concernant la disposition des conduits génitaux et le nombre exact des lobules.

Les caractères que nous venons d'énumérer sont ceux qui montrent, en un lieu donné, une « variation fondamentale » (voir p. 16). Dans ce cas précis les différences entre les collections dépassent la « variabilité fondamentale » de chaque collection.

Si l'on compare les grandes lignes de la disposition des gonades et du tube digestif des trois échantillons représentés (fig. 18) on est frappé de leur concordance. Aucune différence tranchée n'apparaît. Tous les spécimens pourraient dériver facilement du type de l'espèce. C'est à cela que nous attachons de l'importance. Les menus détails qui différencient les échantillons doivent être attribués à la « variabilité géographique ».

— Remarque sur les espèces de *Microcosmus* à branchie assymétrique (Groupe *M. claudicans-exasperatus*).

Dans toutes les mers du globe existent des *Microcosmus* dont la branchie présente une assymétrie facile à mettre en évidence. Savigny l'a remarquée le premier chez *M. claudicans*. Hellen en 1878 décrivant trois espèces des Antilles : *M. exasperatus*, *variegatus* et *distans*, et ne les distingue les unes des autres que par le nombre de tentacules (caractère non valable), ce qui est très vite apparu évident aux Ascidiologues postérieurs. Seul *M. exasperatus* a été retenu comme espèce valable.

Les grandes expéditions ont prouvé que des *Microcosmus* à branchies assymétriques existaient dans toutes les mers chaudes. Selon leurs caractères, les auteurs ont donc classé les animaux soit dans le cadre de l'une de ces deux espèces soit en tant que variété; l'imprécision des descriptions originales permet, en effet, de considérer comme identique n'importe quel *Microcosmus* de ce groupe, même s'il s'agit réellement d'espèces

Source : MNHN, Paris

nouvelles. Si bien qu'il est actuellement impossible de débrouiller ce groupe sans revoir les collections.

Dans l'état actuel de mes connaissances je reconnais les trois espèces suivantes : *M. claudicans*, espèce limitée à la Manche, aux côtes Atlantique du sud de l'Europe et qui peut pénétrer en Méditerranée; *M. savignyi* de

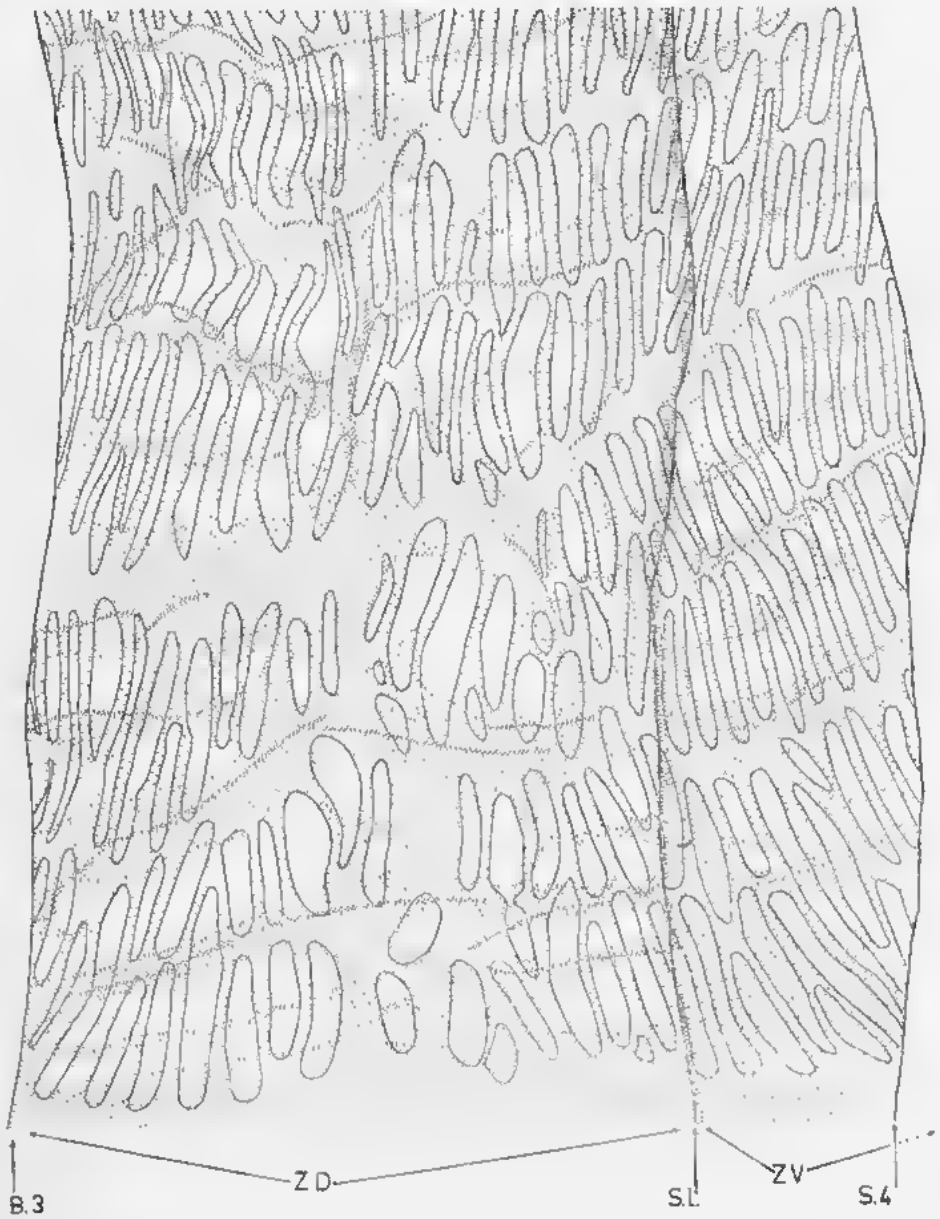

FIG. 19. — *Microcosmus glacialis* : portion de branchie située entre les plis n° 3 et n° 4 dans la partie gauche de la branchie. (B. 3 : base du pli n° 3; S. 4 : sommet du pli n° 4 replié sur l'espace entre deux plis; S. l. : sinus longitudinal; Z. D. : zone dorsale; Z. V. : zone ventrale.)

Source : MNHN, Paris

Méditerranée; et *M. exasperatus*, espèce paraissant circumtropicale. L'étude de quelques publications permet d'acquérir la certitude que les collections de certaines régions n'appartiennent à aucune de ces trois espèces. Par exemple, il est certain que *M. claudicans australis* d'après les données de Kott 1952, n'est pas un vrai *M. claudicans*. Il faudra effectuer l'étude précise et comparée de toutes les collections pour régler ces problèmes.

Microcosmus glacialis (Sars) 1859

(fig. 19 et fig. 20).

Nous devons à J. M. Pérès un exemplaire de cette intéressante espèce molguliforme, dont la répartition pose un problème. *M. glacialis* possède deux formes, l'une européenne qui s'étend de la Mer du Nord au Spitzberg et à la Mer de Kara, l'autre, quelquefois nommée *M. nacreus*, américaine, connue de Terre-Neuve et de la Nouvelle-Écosse.

L'espèce n'est pas connue dans la zone intermédiaire (côte est du Groenland ou Islande). Par contre, un spécimen se rapportant à la faune européenne a été récolté dans le détroit de Davis.

Les deux formes, américaine et européenne, présentent des différences notables dans leur structure branchiale. L'exemplaire que nous avons étudié provient de la collection du « Président Théodore Tissier » (1951, st. 333, à 44° 23′ N. et 50° 24′ W. le 14-5-51) récoltée à l'extrémité sud-ouest du Banc de Terre-Neuve. Sa branchie présente des caractères intermédiaires entre les deux groupes.

Description.

Le corps est globuleux, entièrement recouvert de sable. Aucun rhizoïde n'est visible. Les siphons, peu écartés l'un de l'autre, sont nus et peu saillants. Le spécimen est de grande taille 35 à 40 mm. La tunique mince est résistante et ne semble pas nacrée.

Le manteau est mince. Les bandes musculaires bien visibles et disposées régulièrement laissent voir les gonades et le tube digestif par transparence.

L'exemplaire que nous avons examiné était endommagé dans la partie antérieure et nous n'avons pu observer correctement les tentacules. Ils nous ont cependant semblé moins nettement bipennés que Van Name 1945 ne l'a figuré. Nous n'avons pas non plus observé les velum buccal et cloacal ni les petites dentiéulations du raphé signalées par Van Name et Hartmeyer 1922.

La branchie paraît irrégulière (fig. 19). Elle possède six plis dont cinq bien marqués. La formule branchiale approximative que nous avons pu relever est la suivante : (1)

G. R. 0. 6 0 2 0 8 1 8 1 7 0 5 0 E

Le pli n° 2 est réduit à deux sinus très rapprochés l'un de l'autre. Ceci est une caractéristique de tous les exemplaires de *M. glacialis*.

(1) Il est d'usage de représenter le nombre des sinus branchiaux sous la forme suivante. La première lettre G. ou D. indique s'il s'agit de la branchie Gauche ou de la Droite. La numérotation commence par le signe R. = Raphé, les groupes de chiffres en caractères normaux correspondent au nombre de sinus situés entre les plis les groupes en CARACTÈRES GRAS représentent le nombre de sinus sur un pli. La numérotation commencée par le raphé conserve l'ordre des plis branchiaux tel qu'il est indiqué dans le texte.

Source : MNHN, Paris

Sur les plis les sinus longitudinaux sont rapprochés les uns des autres. On observe quatre à cinq stigmates allongés par maille, régulièrement recoupés par un sinus parastigmatique. Dans la partie apicale du pli le diamètre des infundibula secondaires se réduit brusquement et suggère l'existence de spirales bien développées (1).

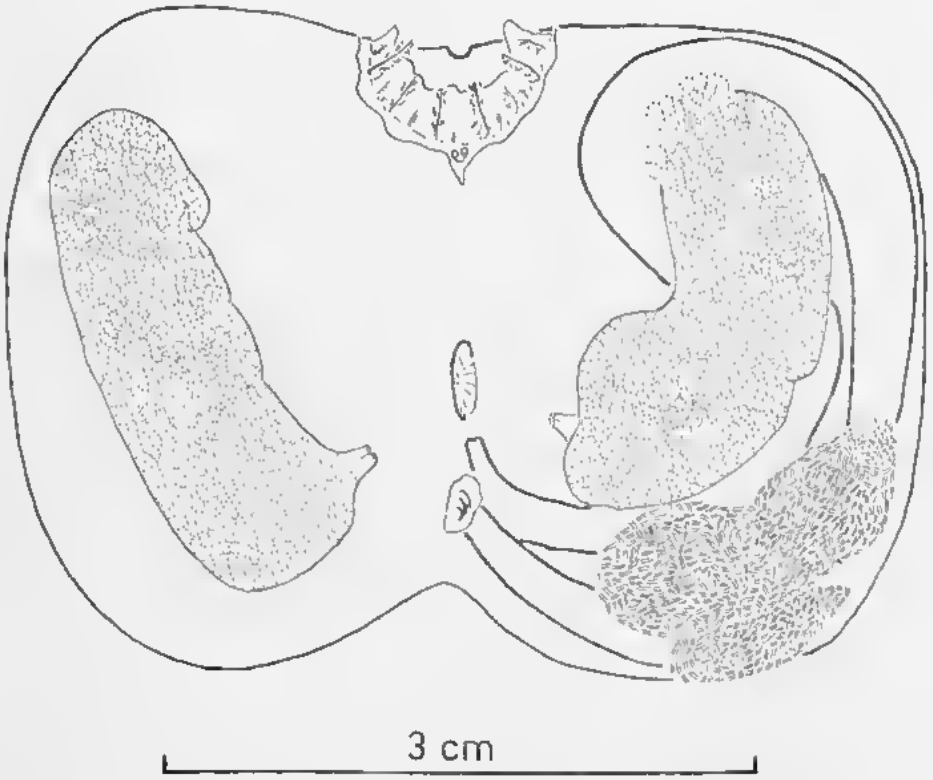

Fig. 20. — *Microcosmus glacialis* : face interne du manteau.

Le pli n° 2, réduit à deux sinus, ne montre aucune trace de spirales. Entre les plis 3 et 4, 4 et 5, et 5 et 6 il existe un sinus longitudinal isolé. Les mailles à ce niveau sont très allongées transversalement. Elles peuvent contenir de vingt à trente stigmates.

Nous avons figuré (fig. 19) l'intervalle situé entre le pli n° 3 et le pli n° 4 de la partie gauche de la branchie. Le sinus longitudinal (s. l.) partage cet espace en deux zones distinctes et égales. La zone ventrale (z. v.) est recouverte en partie par le pli n° 4. C'est la dessiccation partielle subie par la branchie qui explique ce phénomène. Cette zone ventrale se prolonge sous le pli n° 4 et son étendue est comparable à celle de la zone dorsale (z. d.).

(1) L'exemplaire que nous avons examiné avait déjà été disséqué et étalé. L'aspect racorni du sommet des plis et du siphon buccal prouve que l'échantillon avait subi une dessiccation partielle. Il m'a été impossible dans ces conditions d'étudier en détail le sommet des plis. Par contre l'espace entre les plis n'a subi aucune altération.

Source : MNHN, Paris

L'aspect de ces deux zones est très différent. La zone ventrale est régulièrement percée par des rangées de stigmates allongés. Les sinus transverses des divers ordres sont disposés avec régularité. La zone dorsale est beaucoup plus anarchique : les stigmates sont irréguliers, mal rangés, les sinus transverses s'anastomosent formant un réseau mal défini. Certains anastomoses tendent à former des crêtes similaires aux lames des sinus longitudinaux. Dans les deux zones la croissance intercalaire est active.

Il est possible d'expliquer cet aspect si l'on admet que le *M. glacialis* n'a pas encore acquis (ou a perdu secondairement) la faculté de former des sinus longitudinaux entre les plis, phénomène que nous avons décrit chez *M. sabalieri* et *P. microcosmus* (page : 49).

Dans cette hypothèse, le sinus longitudinal qui se trouve entre les plis 3 et 4 appartiendrait à la base du pli 4, la zone ventrale serait l'extension des mailles de la base dorsale du pli 1. La zone dorsale dériverait directement de l'espace entre les deux sinus fondamentaux 3 et 4. Les anastomoses entre les sinus transverses dans la zone ventrale seraient des tentatives avortées dans la constitution des sinus longitudinaux intercalaires.

Le tube digestif (fig. 20) forme une boucle fermée. La masse hépatique est divisée en deux lobes d'aspect semblable mais de coloration légèrement différente. Les gonades, une de chaque côté, sont massives. La partie centrale est occupée par des lobules femelles entourés par de très nombreux acinis mâles. Les canaux excréteurs sont très courts. A l'apex de la gonade gauche, on peut observer des lobules mâles de plus grande taille qui tendent à s'étaler sur le tube digestif.

Les endocarpes ne semblent pas présents, mais le tube digestif et les gonades sont recouverts par un important tissu conjonctif de remplissage. Nous ignorons s'il y a une correspondance possible entre les deux types d'organes.

Discussion.

La principale différence entre la forme européenne (*M. glacialis* s. str.) et la forme américaine (*M. nacreus*) repose sur la structure branchiale. Les formules branchiales de la forme européenne, américaine et de l'exemplaire de Terre-Neuve sont les suivantes.

M. glacialis (d'après Redikorzev 1916).

R. 1 **9** 7 (*a*) **9** 5 **10** 5 **9** 5 **7** 3 E.

M. nacreus (d'après Van Name 1915).

R. 0 **19** 2 (*a*) **18** 0 **14** 0 **13** 0 **11** 0 E.

Notre spécimen :

R. 0 **6** 0 **2** 0 **8** 1 **8** 1 **7** 1 **5** 0 E.

(*a*) Dans la formule branchiale de Redikorzev le deuxième chiffre 7 représente en réalité le pli n° 2 plus les sinus situés entre celui-ci et les plis n° 1 et 3. Chez Van Name le chiffre 2 correspond aux deux sinus formant le pli n° 2.

Le nombre de stigmates par maille est de trois à six pour *M. glacialis*, et de trois à six aussi sur les plis et plus de vingt-cinq entre les plis pour *M. nacreus* d'après la figure 229 de Van Name 1915, de quatre à cinq stigmales sur les plis et de vingt à trente entre les plis pour notre spécimen.

Malgré sa taille comparable aux grands exemplaires de *M. nacreus* le spécimen que nous avons étudié se rapproche par le nombre de sinus des

Source : MNHN, Paris

plis de *M. glacialis*. Par le nombre de ses stigmates et leur disposition il semble plus proche de *M. nacreus*.

Compte tenu de la double origine des sinus situés entre les plis, par néo-formation et par glissement de la branchie, décrite (page 49) nous estimons que la différence entre les exemplaires américains et européens a peu de valeur systématique, nous les placerons donc dans une seule espèce.

Les caractères archaïques de la branchie de l'exemplaire examiné, en particulier les infundibula nets sous les plis, s'ils sont confirmés par l'étude d'exemplaires européens, font de *M. glacialis* une espèce très primitive. Elle serait proche du genre *Harlmeyeria*. L'acquisition par les espèces européennes de sinus intermédiaires serait très récente. Leur disparition dans la faune américaine, considérée comme un variant géographique, n'aurait pas d'importance systématique.

L'exemplaire que nous venons de décrire représente le premier intermédiaire connu entre les deux populations, et ceci est d'autant plus intéressant que l'exemplaire de Hartmeyer 1923 venant du détroit de Davis (côte ouest du Groenland) semble appartenir à la faune européenne.

Microcosmus multitentaculatus Tokioka 1953

(fig. 21).

Nous décrivons cette espèce d'après un exemplaire récolté par le « Président Théodore Tissier » le 26 Mars 1951, St. 190, Anse du Lazaret, Rade de Fort-de-France, Martinique.

La taille de ce spécimen atteint 4 cm de long sur 2,5 cm de hauteur. Les deux siphons peu saillants sont très écartés l'un de l'autre. Le corps, allongé antéro-postérieurement, est attaché au substrat par la face ventrale et une partie de la face droite.

La tunique, rugueuse, plissée, est relativement mince (2 mm) mais elle est très résistante. La coloration générale du corps est violette. Les siphons sont étroits. Le corps couvert d'épibiotes.

Le corps, sorti de la tunique, apparait brunâtre. Le manteau semble mince, la musculature très régulière est assez faible, les siphons sont étroits et tronconiques. Les organes génitaux sont visibles de l'extérieur.

Tokioka 1953 signale l'épaisseur importante du manteau et la coloration jaune blanchâtre de cette espèce due probablement à des ptérines. L'exemplaire que nous avons examiné avait séjourné 14 ans dans du formol, les ptérines étaient complètement dissoutes.

Un velum buccal net est présent.

Les tentacules sont très nombreux, régulièrement disposés et tous bipennés : dix grands, dix moyens de taille irrégulière et au moins vingt plus petits situés entre les précédents.

Le tubercule vibratile, plat, est ouvert sur la gauche.

Le raphé a la forme d'une lame mince assez élevée, perdant lentement de la hauteur à 1/2 diamètre de l'entrée de l'œsophage. L'endostyle à bords élevés n'atteint pas l'entrée de l'œsophage.

La branchie apparaît fine et régulière (fig. 21, A). On trouve sept plis de chaque côté, élevés; leur hauteur est sensiblement égale à la distance entre les plis. Du côté gauche, ventralement, il existe un huitième pli incomplet qui n'atteint ni l'entrée de l'œsophage ni le sillon péricoronal.

Source : MNHN, Paris

Les plis sont constitués par dix-huit à vingt-deux sinus longitudinaux. Deux ou trois sinus s'étendent entre les plis. On compte trois à quatre stigmates allongés par maille sur les plis, sept à huit entre les plis.

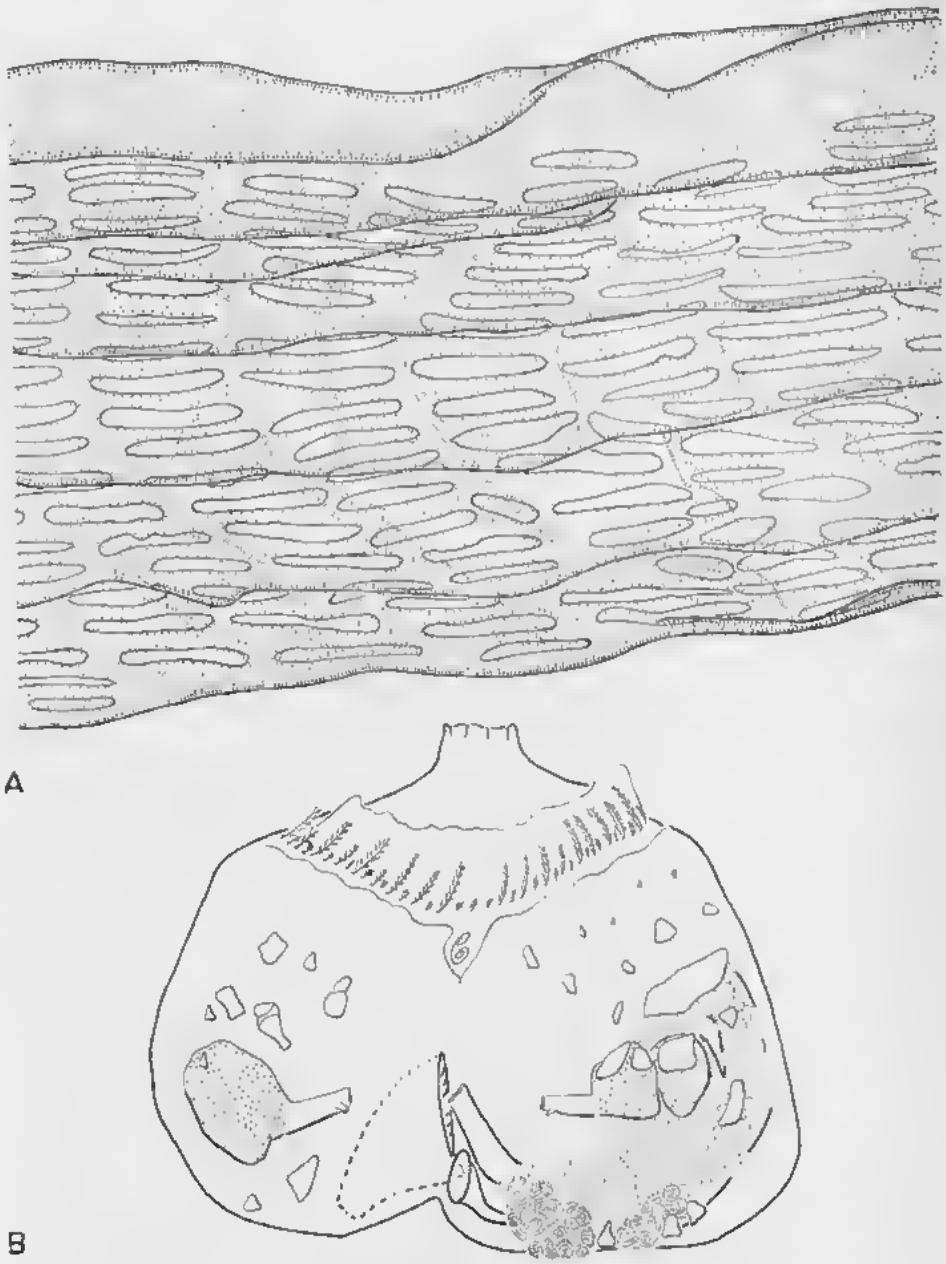

Fig. 21. — *Microcosmus multitentaculatus*: A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Le tube digestif forme une boucle très fermée (fig. 21, B) qui n'atteint que le 1/3 antérieur du corps. La masse hépatique est divisée en deux lobes d'aspect semblable. Le rectum rectiligne se termine par un anus simple.

Source : MNHN, Paris

Ce sont les gonades qui sont les plus curieuses (fig. 21, B). La gonade droite est formée d'une masse circulaire paraissant exclusivement femelle. Les acinis mâles sont repoussés sous l'ovaire, au contact du manteau. La gonade gauche est constituée de deux masses ovariennes sphériques. Autour de ces deux masses, les lobules testiculaires s'étendent sur tout le tube digestif. Les conduits génitaux sont longs, rectilignes, et particulièrement larges. Ils débouchent au même niveau de chaque côté du siphon cloacal.

Discussion.

Faute de pouvoir étudier des exemplaires de *M. multitentaculatus* du Japon, et une collection nombreuse en provenance des Antilles, nous ne pouvons affirmer que l'exemplaire que nous venons de décrire appartient bien à l'espèce *M. multitentaculatus*.

Tokioka (1953 puis 1960) donne des descriptions précises de l'espèce et met en évidence une variabilité considérable. Compte tenu de ces limites nous estimons que l'exemplaire des Antilles s'inscrira dans le cadre de l'espèce de Tokioka.

En tout cas il est impossible de confondre cette espèce avec le *M. exasperatus* (voir p. 63) et le *M. helleri* (6 plis branchiaux) qui sont les deux seules espèces connues du Golfe du Mexique.

Cet exemplaire représente une espèce nouvelle pour la faune américaine et pour celle de l'Atlantique.

Les autres espèces du Genre *Microcosmus*.

En dehors des espèces rassemblées dans le groupe *M. claudicans-exasperatus*, une trentaine d'autres formes ont été décrites.

Dans la littérature trois espèces ne possèdent que cinq plis branchiaux. *M. glacialis* en a en réalité six, le second étant très réduit; nous avons discuté la position primitive de cette espèce. *M. oligophyllus*, d'Afrique du Sud, est une très petite espèce qui peut posséder un sixième pli rudimentaire (Hartmeyer 1912). La gonade gauche de cette espèce est située au-dessus de l'anse intestinale (Millar 1955). *M. pedonculatus* Pérès connue au Sénégal et en Afrique du Sud est pédonculée et paraît elle aussi à la limite du genre *Hartmeyeria*.

Huit espèces possèdent six plis branchiaux. Deux ont été décrites d'après un seul exemplaire (*M. arenaceus* et *M. spinifera*), quatre sont couvertes de sable et ont une allure molguliforme. Le tubercule vibratile de *M. arenaceus* est divisé en plusieurs lobes. Toutes ces espèces, d'allure primitive sont relativement rares (à l'exception de *M. helleri*).

La majorité des *Microcosmus* possède sept plis branchiaux bien marqués. Plusieurs espèces présentent la possibilité d'en acquérir un huitième incomplet : *M. multitentaculatus*, *M. trigonimus*, *M. propinquus* et *M. vulgaris*. C'est dans ce groupe que la diversité joue le plus. *M. hirsutus* possède une gonade gauche au-dessus du tube digestif en boucle très fermée. La branchie de *M. miniaceus* est couverte de petites papilles internes disposées entre les stigmates. Les gonades de *M. multitentaculatus* sont aberrantes. *M. nichollsi* possède un diaphragme buccal complété par huit poches dirigées vers l'avant dans le siphon buccal et des spinules de deux types. *M. propinquus* présente des papilles sur l'aire péribranchiale. Le tubercule vibratile de *M. herdmani* est allongé transversalement. Les cordons glandu-

Source : MNHN, Paris

laires se disposent en zig-zag longitudinaux parallèles. *M. nudistigma* n'a ni véritables stigmates, ni cils sur la branchie.

Les *Microcosmus* du groupe *M. claudicans-exasperatus*, outre la variabilité du nombre de leurs plis branchiaux, présentent aussi un certain nombre de caractères diversifiés.

Certaines des populations groupées actuellement dans l'espèce *Pyura stolonifera* ont été décrites comme des *Microcosmus*. De même *M. draschi* et *M. julini* sont en réalité des *Pyura* appartenant au groupe *P. momus*. Ces espèces seront étudiées et discutées au moment de l'étude du genre *Pyura*.

e) Le genre *PYURA* Molina 1782

Historique.

Nous avons vu que la notion de famille pour les *Pyuridae* ne s'est imposée que tardivement, et presque à regret. Même dans les travaux récents, elle est présentée comme un groupe de genres sans homogénéité réelle. Ärnbäck-Christie-Linde 1928 et Van Name 1945 insistent sur ce point. Le même phénomène se produisit au niveau du genre *Pyura*. Au moment des subdivisions en genres, les spécimens appartenant aux genres *Boltenia*, *Microcosmus*, et *Halocynthia* furent extraits de l'ancien genre *Cynthia*, tandis que ce qu'il en restait devint le genre *Pyura* au sens moderne.

Hunstman en 1911 définit ainsi le genre *Pyura* :

« Surface rough with irregular warts, corrugation etc. Test usually « more or less encrusted with sand. Siphons usually rather long. Siphonal « spinules acicular (always?).

« Aperture of dorsal tubercule bent, directed forwards. Dorsal grove « with langets. Six folds on each side. In very young specimens the second « and the sixth folds are much smaller than the others. Stigmata longi- « tudinal.

« One gonad on each side, the left in the intestinal loop. Each is « divided into (usually) two rows of hermaphroditic masses, the genital « ducts passing back between these rows and ending near the anus. »

Dans l'esprit de Hunstman ce genre ne comportait que quelques espèces et la plus grande partie des espèces de la famille devait être incluse dans le genre *Tethyum* (sensu Huntsman) = *Halocynthia* (sens actuel). En réalité ce genre, bien défini par ses gonades ne pouvait abriter qu'un nombre restreint d'espèces. Ainsi pratiquement toutes les *Pyuridae* connues à cette époque se trouvèrent, par abandon du terme *Cynthia*, entassées dans le genre *Pyura*.

Depuis 1911 aucune diagnose du genre n'a été proposée !!!

Par contre plusieurs genres ou sous-genres ont été créés pour certaines espèces qui présentent des caractères aberrants des gonades, du nombre de plis branchiaux, ou des spicules. Aucun de ces genres ne nous a paru mériter d'être conservé. Nous les discuterons un par un au moment de l'étude de la diversité générique.

Nous considérons comme synonymes de *Pyura* Molina 1782 les genres suivants : *Lais* Gistel 1848 et *Klephes* Gistel 1848 créés pour remplacer *Cynthia* préoccupé; *Herdmania* Lahille 1886 et son synonyme *Rhabdocynthia* Herdman 1891; *Forbesella* Herdman 1891 et son synonyme *Forbesia*

Source : MNHN, Paris

Lacaze-Duthiers et Delage 1892; *Cynthiopsis* Michaelsen 1904; *Hyalocynthia* Oka 1930; *Paracynthia* Ärnbäck-Christie-Linde 1938; *Podocynthia* Oka 1929; et *Pyuropsis* Michaelsen 1912 (rangé par cet auteur dans la famille des *Styelidae*).

Diagnose du genre.

Nous proposerons pour le genre *Pyura* la diagnose suivante :

Pyurinae de taille moyenne ou grande.

Branchie très évoluée, ne présentant pas chez l'adulte de gradient d'évolution antéro-postérieur. Infundibulum primaire divisé en nombreux infundibula secondaires. Faces antérieures et postérieures des infundibula soudées aux parois transverses de divers ordres au moins jusqu'au niveau de la dernière division des infundibula. Raphé découpé en languettes, le plus souvent sur toute sa hauteur et au moins sur son bord libre.

Gonades de forme variable, le plus souvent une de chaque côté, apex de la gonade gauche situé dans l'anse intestinale sauf deux exceptions. La gonade gauche ne recoupe jamais le tube digestif. Dans de nombreuses espèces, présence de concrétions calcaires.

Comme pour le genre *Microcosmus* c'est la combinaison des caractères du raphé et des gonades qui définit réellement le genre.

Aspect moyen des spécimens du g. *Pyura.*

La forme extérieure du corps des *Pyura* peut présenter trois aspects caractéristiques.

1° Une forme globuleuse à tunique épaisse, souvent ornementée de plaques et rarement recouverte de sable. Sur les siphons s'étendent des bandes vivement colorées.

2° Une forme à pédoncule court et trapu à tunique ornementée de lobes et d'épines. Ce sont les espèces du groupe *P. pachydermatina.*

3° Enfin, les *Pyura* antarctiques du groupe *P. bouvetensis* sont longuement pédonculées et ornementees de fines épines externes.

La musculature puissante rend le manteau opaque chez les spécimens vivants.

Les tentacules très ramifiés, de plusieurs ordres, sont nombreux.

Le raphé, dans la majorité des espèces est formé d'une série de languettes minces et pointues à leur extrémité.

La branchie est pourvue de six à huit plis bien développés dans les 9/10 des espèces. Son aspect est régulier.

Le tube digestif forme une boucle sur la face gauche du manteau. La glande hépatique, souvent massive, est colorée en brun.

Les gonades symétriques sont nettement séparées du manteau. Elles sont formées de lobes réunis entre eux par les conduits génitaux. Elles prennent une forme de grappe. La gonade gauche occupe l'espace situé entre les deux branches de la boucle intestinale.

Diversité générique; genres et sous-genres synonymes.

Plus de la moitié des espèces connues des *Pyuridae* appartiennent au *g. Pyura :* la diversité dans ce genre est donc considérable.

a) *La branchie.* — L'organe le moins variable est, sans conteste, la branchie.

Source : MNHN, Paris

Plus de cinquante espèces gardent la formule primitive de six plis branchiaux, trois espèces seulement montrent quatre ou cinq plis, quinze ont sept plis et seulement une douzaine huit plis ou plus. Le caractère de dissymétrie branchiale observé chez de très nombreux *Microcosmus* est ici proportionnellement beaucoup plus rare.

b) *Les gonades.* — La forme typique des gonades en deux rangées de lobules hermaphrodites, séparés par les conduits génitaux, est très fréquente puisqu'elle est de règle dans plus de la moitié des espèces. Mais de nombreuses variations se rencontrent pourtant :

Les gonades perdent leurs conduits évacuateurs communs et chaque lobule émet indépendamment ses produits génitaux dans la cavité cloacale : c'est le cas de *P. corallina*, de *P. pulycarpa* et *P. capensis*.

Le conduit des gonades se divise et cette glande prend la forme d'un groupe de lobules : *P. microcosmus*, *P. spinosa*, *P. stolonifera*, *P. shiinoi* et *P. paessleri*.

La partie mâle de la gonade déborde les lobules femelles et envahit le manteau : *P. stolonifera*, *P. lepidoderma*.

Les lobules hermaphrodites ne se présentent plus qu'en une seule rangée, les conduits génitaux passent alors sous les lobules : *P. antillarum*, *P. duplicata*.

La partie femelle de la gonade, au lieu de se diviser, envahit le conduit génital. Ainsi l'ovaire se présente comme un boudin, les parties mâles disposées de chaque côté : *P. bouvetensis*, *P. inflata*, *P. stubenrauchi*. Cette forme préfigure la forme des gonades du genre *Halocynthia*.

L'une des gonades peut disparaître, soit la droite : *P. breviramosa*, soit la gauche : *P. histrix* (*Hyalocynthia* au sens d'Oka). Ces deux espèces, rencontrées à très peu d'exemplaires ne sont peut-être que des monstres.

La ramification du conduit évacuateur des gonades, observée chez *P. microcosmus*, préfigure la structure des espèces à plus de deux gonades. Voyons quelques exemples : Chez *P. microcosmus* un tiers des exemplaires de Roscoff n'ont qu'une seule gonade, la plupart des autres en ont deux et certains en montrent trois. *P. antillarum* et *P. flynni* n'ont qu'une gonade à droite et deux gonades à gauche, la plus antérieure située au-dessus du tube digestif. *P. irigamina* présente le même caractère, mais les deux gonades gauches sont situées dans l'anse intestinale.

P. duplicata, *P. paessleri* et *P. distincta* (*Paracynthia* au sens de Ärnbäck-Christie-Linde 1938), possèdent deux gonades de chaque côté mais à gauche une seule est dans l'anse intestinale, l'autre en dehors. *P. villata*, grande espèce très classique, peut posséder des gonades supplémentaires réduites au-dessus des gonades typiques (Ärnbäck-Christie-Linde 1938 et Van Name 1902 et 1921).

Fig. 22. — *Pyura histrix* (au sens d'*Hyalocynthia histrix* Oka 1930) : A, aspect externe; B, spicules; C, face externe du manteau vue par la face droite; D, face externe du manteau vue par la face gauche (d'après Oka 1930). — *Pyura distincta* (au sens de *Paracynthia distincta* Ärnbäck-Christie-Linde 1938) : E, face externe du manteau vue par la face droite; F, face externe du manteau vue par la face gauche (d'après Ärnbäck-Christie-Linde 1938). — *Pyura novaseelandiae* (au sens de *Pyuropsis novaseelandiae* Michaelsen 1912) ; G, face interne du manteau (d'après Michaelsen 1912).

Source : MNHN, Paris

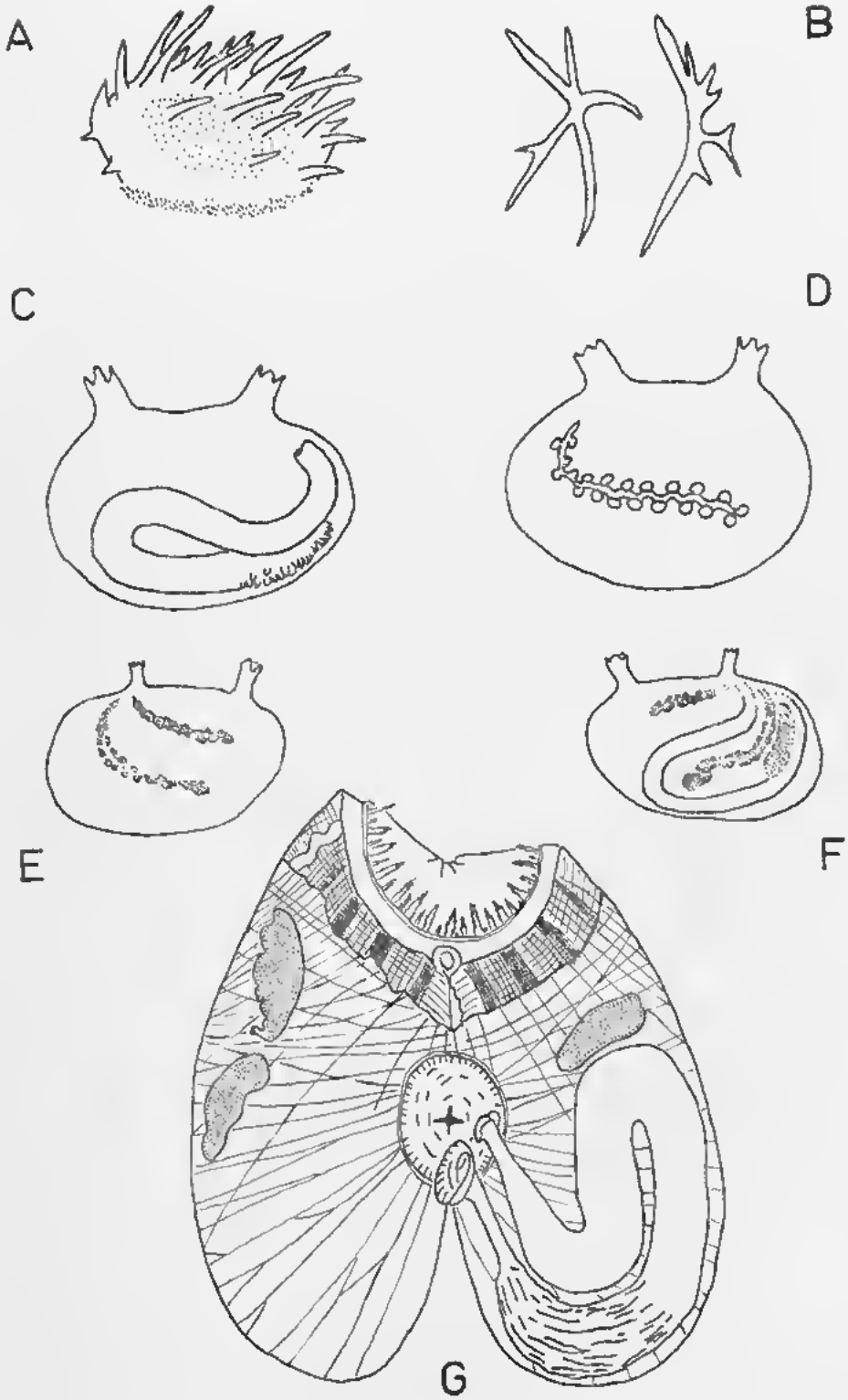

FIG. 22. — Légende ci-contre.

Source : MNHN, Paris

Deux genres ont été délinis pour des espèces qui ne présentent pas le nombre normal de gonades :

Hyalocynthia Oka : 1930 (fig. 22, A à D). La diagnose de ce genre est la suivante :

« Zellulosemantell weich gelatinös;
Geshlechtsorgane nur an der sechlen körperseite;
Sonst genau wie bei *Cynthia* ».

L'absence de la gonade gauche et l'aspect gélatineux de la tunique sont les seuls caractères qui différencient celle espèce. Le reste de l'anatomie : lobes de la tunique (fig. 22, A), présence de spicules (B), aspect du tube digestif (C) et de la gonade droite (D), nombre primitif de plis branchiaux (six) sont communs à de nombreuses espèces du genre *Pyura*.

Le genre *Paracynthia* Ärnbäck-Christie-Linde 1938, est délini de la manière suivante (fig. 22, E et F).

« The new genus *Paracynthia* is chiefly caracterized by having two « gonads on each side of the body; the lower one on the left side is situated « in the intestinal loop. Further distingnisting features are the position, « shape, and structure of the gonads. Each gonad is composed of numerous « small polycarp-like sacs, arranged in two rows and containing both ovary « and testis. The vasa efferentia are numerous and united in a common « vas deferens, opening at the side of the oviduct ».

Ärnbäck-Christie-Linde signale que *P. paessleri* et *P. duplicata* présentent la même disposition des quatre gonades que sa « *Paracynthia distincta* » mais elle n'inclut pas ces espèces dans le genre qu'elle crée.

Remarquant que les genres de *Pyuridae* sont fondés sur l'aspect des gonades, elle hésite à inclure dans le genre *Paracynthia* trois espèces dont les gonades appartiennent à trois types de diversité. Dans ces conditions on doit considérer le dédoublement des gonades comme une limite de la diversité générique du genre *Pyura* et supprimer le genre *Paracynthia*.

c) *Le raphé.* — Dans le type moyen du genre *Pyura*, le raphé est découpé en languettes jusqu'à sa base. Le raphé va, lui aussi, subir une diversification (1).

— Les espèces du groupe *P. bouvetensis* ont un raphé formé par une lame continue surmontée d'une série de lobes jointifs. Ce caractère se retrouve identique chez *P. formosa*, *P. turboja* (*Podocynthia* au sens d'Oka) et *P. stubenrauchi*.

— Enfin, la très curieuse *P. novaseelandiae* (*Pyuropsis* au sens de Michaelsen 1912) possède un raphé entièrement lisse (2).

Une autre direction évolutive conduit à la disparition du raphé chez *P. stolonifera* (*Cynthiopsis* au sens de Michaelsen 1904). Cet auteur délinissait le genre *Cynthiopsis* de la manière suivante :

(1) Van Name 1945, décrit et figure le raphé de *P. villata*, *P. haustor* et *P. lignosa* comme formé de fortes languettes reliées à la base par une membrane continue. Nous avons étudié (p. 92 et p. 97) le raphé de *P. villata* et de *P. haustor*. La membrane décrite comme la base du raphé par Van Name ne fait en réalité pas partie de cet organe.

(2) *Pyuropsis novaseelandiae* Michaelsen, 1912, est une espèce dont la position systématique est douteuse. Son statut sera exposé plus loin.

Source : MNHN, Paris

Corps sessile, siphons quatre lobés.

Tunique dure et opaque.

Tentacules buccaux ramifiés.

Branchie raccourcie dorsalement, possédant six plis de chaque côté; les plis sont très fortement arqués ou coudés. Stigmates droits longitudinaux.

Raphé absent.

Tube digestif à gauche, anse intestinale ouverte. Limites de l'estomac peu nettes, foie disposé en lobes irréguliers.

Gonades hermaphrodites situées de chaque côté.

Le genre était créé pour deux espèces sud-africaines.

A cette époque, la distinction entre les genres *Microcosmus* et *Cynthia* (*Halocynthia* au sens de Michaelsen 1904) = *Pyura* (sens actuel), portait exclusivement sur le raphé : lisse chez le premier, en languettes chez l'autre. Dans l'impossibilité de décider entre ces deux genres, du fait de l'absence de raphé, Michaelsen n'hésitait pas à créer un genre. Un autre caractère lui paraissait important : l'extrême réduction de la partie dorsale du corps. Il remarquait néanmoins que chez *Pyura vanhoffeni* (Michaelsen) 1904, la région dorsale était réduite, et en tirait argument pour rapprocher *Cynthiopsis* de *Pyura*.

Nous avons pu observer et décrire *P. stolonifera* sur des exemplaires de Dakar.

— C'est à la fois le raphé et la structure de la branchie qui ont servi à définir trois autres genres : *Forbesella* Herdman 1891 et *Forbesia* Lacaze-Duthiers et Delage 1892 qui sont exactement synonymes et *Pyuropsis* Michaelsen 1911.

Forbesella fut décrit par Herdman 1891 de la manière suivante :

« Body attached depressed.

Test firm, modified to form scales or plates.

Branchial sac with only four folds on each side, or even only three on the left side.

Tentacles compound. »

Ce genre n'est délini que par la présence de quatre plis branchiaux. Tous les autres organes de l'espèce ainsi isolée, sont ceux d'une *Pyura* typique; nous considérons donc ce genre comme non valable.

Le genre *Pyuropsis* Michaelsen 1911, créé pour deux espèces : *P. stubenrauchi* et *P. novaseelandiae*, avait été classé parmi les *Styelidae*.

Siphons en forme de croix.

Tentacules buccaux en partie simples, en partie composés.

Branchie possédant quatre plis de chaque côté, stigmates assez allongés, longitudinaux.

Raphé en ourlet lisse.

Tube digestif situé à gauche, estomac rayé intérieurement, pas de cœcum pylorique.

De chaque côté un ou deux organes génitaux hermaphrodites.

Au moment de la création du genre, Michaelsen estimait que *Pyu-*

Source : MNHN, Paris

ropsis était un intermédiaire entre les *Pyuridae* et les *Styelidae*; en particulier entre *Microcosmus* et *Styela*. Il le rangeait parmi les *Styelidae*.

Le générotype : *P. stubenrauchi* (Michaelsen) 1901, avait été décrit par Michaelsen comme une « *Cynthia* », c'est-à-dire placé dans le genre *Pyura*. Il avait observé que le raphé possédait une large base lisse sur laquelle était implantés de petits lobes irréguliers. En 1911, revenant sur sa décision, il déclare que ces lobes ne sont absolument pas les homogolues des languettes de *Pyura*.

Aucun des auteurs qui ont réétudié l'espèce *P. stubenrauchi* n'a hésité à faire de cette espèce une *Pyura*. Ärnbäck-Christie-Linde 1938 qui décrivit cette espèce sous le nom de *P. echinops* considère que la présence de quatre plis branchiaux n'est pas une raison suffisante pour justifier une coupure générique.

L'autre espèce du genre *P. novaseelandiae* (fig. 22, G) présente des caractères très troublants. Les tentacules sont nombreux, ramifiés, mais les branches secondaires sont extrêmement courtes. Le raphé est lisse, la figure de Michaelsen montrant toutefois certaine denticulation du sommet. Le tube digestif, particulièrement massif, ne présente pas un estomac bien différencié. La glande hépatique n'est représentée que par des sillons plus ou moins longitudinaux. Enfin, les gonades ne ressemblent à celles d'aucune espèce de *Pyuridae*. Leur position dans la partie tout à fait antérieure du corps ressemble à celle de certaines *Styela*.

Les documents bibliographiques concernant cette espèce sont insuffisants pour décider en faveur de l'une ou de l'autre famille. Il serait nécessaire d'examiner en détail le sac branchial. Que cette espèce appartienne aux *Pyuridae* ou aux *Styelidae*, elle restera toujours une espèce aberrante. Nous la classerons provisoirement chez les *Pyuridae* à cause de ses tentacules, de son estomac, plus éloigné de la structure de *Styela* que de celle des *Pyura*.

— Bien que cela n'apparaisse pas dans la diagnose du genre *Podocynthia* d'Oka 1929, la structure du raphé est un des caractères principaux qui ont poussé l'auteur japonais à créer un genre pour cette espèce. La diagnose proposée par Oka était des plus sommaires :

« Mit einem longen, schlanken, vom Hinterende des körpers entspringent den Stiel verschen.

Sont genau wie *Cynthia* ».

Les tentacules de cette espèce ressemblent étrangement à ceux de *P. novaseelandiae*. Le raphé formé de languettes surmontant une lame continue ressemble à celui de la *P. formosa*. Les gonades « jederseits eine dicke unregelmässig wurstförmige, zwitterige Drüse, zusammengesetzt aus zental gelagerten orangeroten Ovarien und diese perifer umgebenden, weisslichen Hodenlappen », ne s'éloignent pas suffisamment de celles du genre *Pyura* pour justifier une coupure systématique.

Enfin, un autre genre : *Herdmania* Lahille 1886 (et son synonyme *Rhabdocynthia* Herdman 1891) a été créé pour grouper des espèces présentant des spicules échinulés. Le type de ce genre est *P. momus* (Savigny) 1816.

Ce genre paraît né d'une confusion. Lahille le créa en 1886 pour *P. momus* (Savigny) 1816 citant comme seul caractère original la présence de « spicules échinés »; l'auteur ne connaissait pas d'autre espèce présentant

Source : MNHN, Paris

ce caractère. En 1891 HERDMAN, qui tentait une mise en ordre des Ascidies, créa le genre *Rhabdocynthia* pour toutes les *Pyura* à spicules. Il se trouvait que les espèces connues à cette époque et présentant ce caractère se répartissaient dans deux genres (le groupe *P. pachydermatina* étant considéré comme faisant partie des *Boltenia* (au sens d'HERDMAN 1880). Toutes les autres espèces à spicules présentaient alors des spicules échinulés à l'exception de *P. sacciformis*.

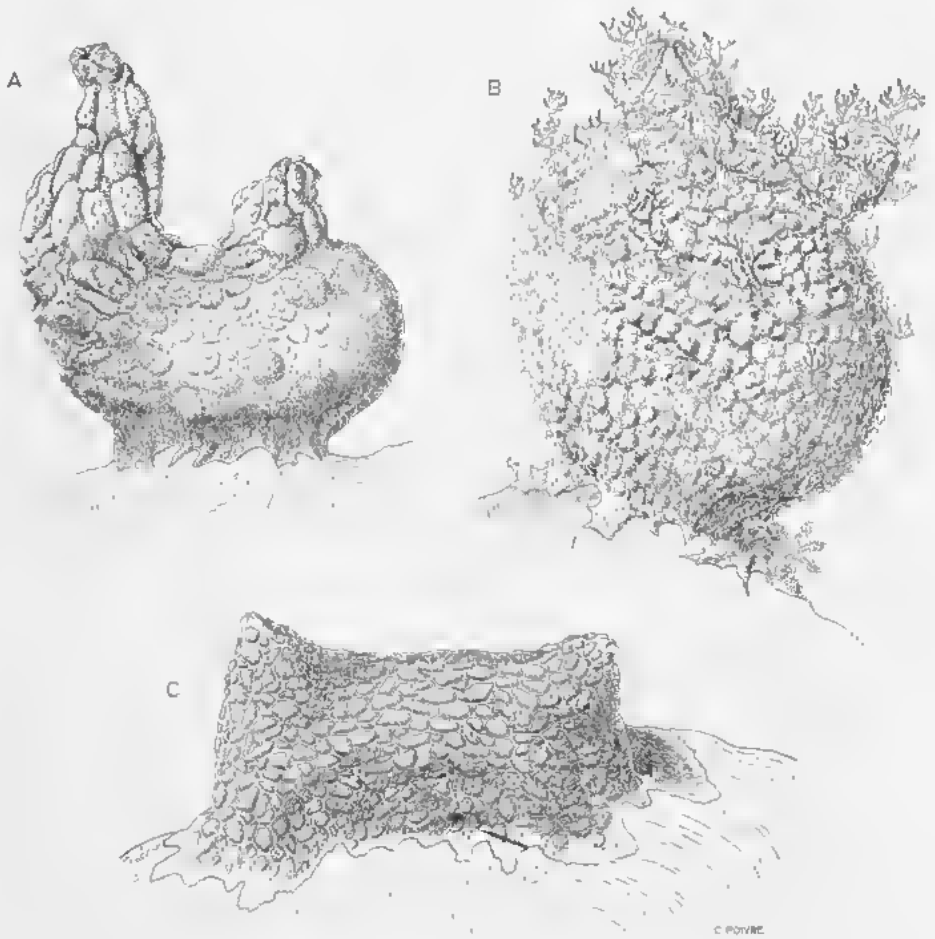

FIG. 23. — A : *Pyura microcosmus*; B : *Pyura squamulosa*; C : *Pyura lessellata*.

A l'heure actuelle on connaît de nombreuses espèces à spicules : toutes les espèces du groupe *P. pachydermatina* et les *P. antillarum*, *P. bradleyi*, *P. cataphracta*, *P. sansibarica*, *P. histrix*, *P. dura* et certains exemplaires de *P. stolonifera*. *Il en existe certainement d'autres*; une très longue macération dans du formol non neutralisé peut dissoudre les spicules.

Examinons l'état actuel de ce genre *Herdmania*.

DAS 1940 résume l'opinion des différents auteurs qui l'ont précédé et

Source : MNHN, Paris

leurs arguments en particulier celle de Huus qui estime, à la suite des auteurs allemands Hartmeyer et Michaelsen, que la présence d'autres espèces à spicules grandement différents de ceux de *P. momus* ne permet pas de maintenir le genre *Herdmania*.

Van Name 1945 reconnait le genre et ajoute à sa définition un élément important « Gonads.... consisting of a long sinuous ovary borded by small testes » et oppose ainsi les gonades de ce genre à celles des *Pyura* typiques. Examinons donc la diversité de ces *Pyuridae* à spicules échinulés.

Michaelsen 1918 a publié un travail de comparaison des différentes espèces décrites avant lui et rapportées à peu près toutes à *P. pallida*. Nous ne suivrons pas ses conclusions et nous nous référerons aux descriptions originales.

Dix-neuf espèces et quatre variétés ont été décrites sous ce nom. Nous éliminerons « *Rhabdocynthia pyriformis* » (Rathke) d'Herdman 1891 due à une confusion. Cette espèce est en réalité une *Halocynthia*, et ne possède que des épines externes.

La variabilité de ce genre *Herdmania* est considérable en ce qui concerne la branchie, de six à quatorze plis, le raphé lisse chez *P. draschei* (ex-*Microcosmus*), à demi découpé comme chez *P. julini* (ex-*Microcosmus*) et *P. mauritiana*. Deux espèces sont franchement pédonculées et ont une allure très différente des autres du groupe : *P. inflata* et *P. japonica*.

Les gonades, elles aussi, sont variables. Dans la plupart des espèces, et cela confirme la remarque de Van Name, l'ovaire central plus ou moins sinueux est entouré de lobules mâles. Mais il y a des exceptions, *P. inflata* présente une gonade en zig-zag très prononcé qui ressemble à celle de certains *Culeolus*. *P. latisinuosa*, en plus de l'absence de glande hépatique différenciée, possède une gonade très allongée ressemblant à celle de *P. bouvetensis*. Enfin, la *P. pallida* (Heller) de Hendman 1906 a une gonade typique de *Pyura*.

Les espèces actuellement groupées dans le genre *Herdmania* nous paraissent former deux groupes distincts.

D'une part, une lignée correspondant aux espèces *P. momus*, *P. pallida*, *P. grandis;* leurs synonymes et leurs alliés est abondante dans toutes les mers du globe. La répartition, la systématique fine de cette lignée sont extrêmement embrouillées. C'est à elle que l'on pense lorsque l'on parle du genre *Herdmania*.

D'autre part, il existe des espèces telles que *P. latisinuosa*, *P. japonica*, *P. inflata*, *P. mauritiana*, etc... qui par la présence de spicules se rapprochent de la première lignée, mais s'en éloignent par tous les autres caractères. Les espèces de ce groupe semblent posséder des rapports avec les autres *Pyura* à spicules. En tout cas il est impossible de les classer dans le genre *Herdmania*, à côté de la première lignée.

Celle-ci, à notre sens, ne peut pas être considérée comme un genre distinct du genre *Pyura*. Son statut doit être celui d'un groupe d'espèces à synonymies très embrouillées comparable au groupe *Microcosmus claudicans-exasperatus*, *P. bouvetensis* ou *P. pachydermatina*.

En conclusion, le genre *Pyura* est un genre extraordinairement diversifié. Il est possible de définir certaines directions évolutives. Mais nous ne pensons pas que ces rameaux soient suffisamment individualisés dès leur base pour former des genres ou même des sous-genres.

Source : MNHN, Paris

Pyura microcosmus (Savigny) 1816

(fig. 23, A; fig. 24, A et B)

Pour cette espèce nous proposons un *nomen conservandum*. C'est sous le nom de *Pyura microcosmus* qu'elle est le plus souvent citée. La description de Savigny concerne deux espèces bien différentes. La description de l'espèce a été copiée sur celle de l'*Ascidia microcosmus* de Cuvier 1816; elle correspond aux *Microcosmus sabatieri* et *vulgaris*. Par contre les planches de Savigny représentent *Pyura microcosmus* avec le caractère particulier du dédoublement de la gonade droite.

Description.

Ascidie de taille moyenne, de 2 á 4 cm de longueur totale, fixée généralement par la portion ventrale de sa tunique, le siphon buccal très légèrement plus élevé que le siphon cloacal. Dans le cas où cette espèce se fixe sur une surface verticale, elle le fait par la face gauche.

Les siphons sont toujours visibles même chez les individus contractés, leur longueur est variable.

La tunique est épaisse et pourvue de tubercules irréguliers surtout abondants sur les siphons. Les rhizoïdes sont courts. La tunique pour les spécimens de Roscoff est colorée dans toute son épaisseur en brun ou en rouge.

Les siphons, quadrilobés, deviennent circulaires en extension. Bordés par un fin liseré rose, ils sont parcourus par huit bandes longitudinales blanches ou jaunâtres qui tranchent sur le fond rouge ou brun des siphons. Les bandes sont visibles aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur des siphons. Ceci est valable pour les espéces qui vivent á faible profondeur. Les exemplaires trouvés entre 100 et 300 m à Banyuls-sur-Mer présentent des siphons incolores.

Le velum buccal ne posséde aucun caractère particulier. Les spinules sont petits, obtus, et trés serrés, la face dirigée vers l'axe du siphon est convexe.

Le corps dépouillé de la tunique apparaît intensément coloré en jaune par les accumulations de ptérine. Aprés macération dans le formol le corps devient brunâtre et on peut observer par transparence le réseau musculaire puissant et les gonades.

On compte vingt-huit à trente-deux tentacules coronaux falciformes grands et moyens disposés en plusieurs ordres difficilement discernables. Chaque tentacule porte sur des crêtes latéro-internes des ramifications digitiformes ou aplaties dont la longueur ne dépasse pas le tiers de la largeur moyenne du tentacule.

La forme du tubercule vibratile est variable. En général il se présente sous l'aspect d'un V ouvert vers le haut et dont les deux extrémités s'enrouleraient vers l'intérieur. L'aire péri-tuberculaire est lisse et peu étendue. Le tubercule l'occupe entiérement.

L'endostyle est rectiligne, ses deux lèvres sont charnues et délimitent un sillon profond. Il se transforme en une crête basse á peu de distance de l'entrée de l'œsophage (1/2 fois le diamètre de celui-ci). Le raphé est droit, découpé en languettes.

La branchie (fig. 24, A) compte sept plis méridiens de chaque côté. Sur chaque pli la lame branchiale est plus courte du côté dorsal que du

Source : MNHN, Paris

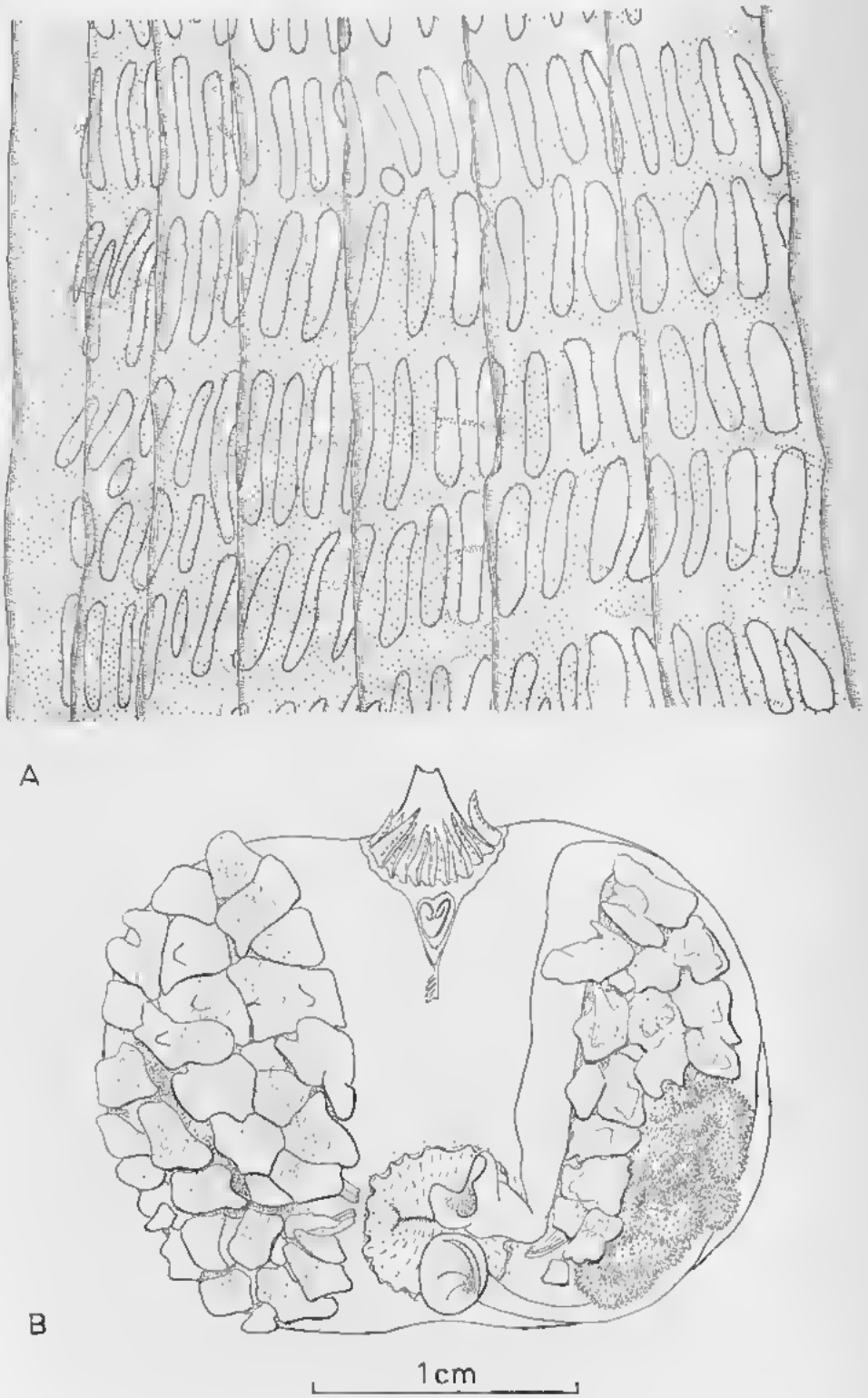

FIG. 24. — *Pyura microcosmus* : A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

côté ventral, si bien que les plis apparaissent légèrement couchés. Les sinus sont dépourvus de granulations de ptérines. Comme chez toutes les *Pyuridae*, la formule branchiale est variable. Le nombre de sinus varie sur un même pli suivant le niveau où l'on compte. Le seul caractère à peu près constant est le nombre de sinus entre deux plis : ici trois ou quatre et zéro entre l'endostyle ou le raphé et le premier pli.

Les plis sont plus élevés sur la face dorsale que sur la face ventrale.

Entre deux sinus longitudinaux, sur les plis, on observe trois à quatre stigmates assez allongés presque toujours recoupés par un sinus parastigmatique. Entre les plis six à sept stigmates plus courts proviennent du dédoublement des stigmates des plis; il n'existe pas dans ce cas de sinus parastigmatiques.

La branchie est dépourvue de papilles.

Au niveau de l'entrée de l'œsophage, les plis sont coupés obliquement et les sinus longitudinaux se prolongent et forment des lobes pointus.

Le tube digestif (fig. 21, B) débute par un œsophage mince et long. La glande hépatique est placée à l'intérieur de la boucle intestinale, elle est lobée et couverte de petites papilles brunes. L'intestin est grêle dans la branche ascendante, plus large dans la branche descendante qui est rectiligne. L'anus est bilobé, libre, après un court rectum séparé de l'intestin postérieur par un rétrécissement. L'anse intestinale n'est jamais fermée.

Les gonades (fig. 21, B) sont constituées de petits polyèdres serrés les uns contre les autres et reliés par des canaux évacuateurs. La partie la plus interne est recouverte d'un vaste endocarpe lobé.

En règle générale, comme chez toutes les *Pyura*, il n'existe qu'une gonade de chaque côté. Chez les spécimens de Roscoff 30 % présentent l'aspect classique, c'est-à-dire une gonade très développée du côté droit avec une papille évacuatrice s'ouvrant près du siphon cloacal et une gonade gauche incluse dans la boucle intestinale occupant toute celle-ci et s'ouvrant, elle aussi, par la papille génitale.

Dans la moitié des cas, la gonade droite se divise en deux ou même trois gonades pourvues de canaux distincts. Tous les cas intermédiaires sont présents depuis une gonade bilobée avec deux canaux évacuateurs se soudant à leur extrémité jusqu'à trois gonades bien distinctes. La gonade gauche peut également subir des modifications et se réduire à une papille génitale et quelques vésicules dépourvues de produits génitaux.

Répartition.

Cette espèce est commune sur les côtes de France à l'exception de celles de la Mer du Nord. *P. microcosmus* s'étend vers le nord sur les côtes ouest d'Irlande, des Hébrides et de l'île de Man. Elle ne semble pas exister en Mer du Nord. Elle n'est pas connue des côtes du Maroc, mais elle a été signalée des îles du Cap-Vert. Elle est abondante en Méditerranée.

Pyura squamulosa (Alder) 1863

(fig. 23, B; fig. 25, A et B)

Il est difficile de distinguer à première vue cette espèce de *P. microcosmus* lorsqu'elles vivent dans les mêmes milieux. Sa forme est généralement plus globuleuse que celle de l'espèce précédente. Les siphons sont courts et

Source : MNHN, Paris

rapprochés l'un de l'autre. La coloration souvent rouge ou jaune orangé est semblable à celle de *P. microcosmus*.

Les ornementations de la tunique sont plus fines et moins saillantes que les véritables écailles de la première espèce. Au toucher *P. squamulosa* est plus molle. Mais pour les distinguer il est souvent indispensable de les disposer en eau courante. Alors les siphons s'ouvrent, et la forme caractéristique de l'espèce apparaît. Les bandes colorées des siphons se disposent de la manière suivante : sur le fond rouge violacé, au niveau des lobes, se répartissent quatre bandes jaune vif, le centre de ces bandes est occupé par un fin liséré blanc. La taille varie de 1,5 à 2,5 cm.

La tunique est relativement mince : 1 à 2 mm, vivement teintée de violet dans sa partie antérieure.

Le manteau mince laisse voir la structure des gonades à travers les bandes musculaires peu puissantes.

Les tentacules sont longs et peu branchus, une douzaine de grands, entourés de nombreux plus petits. Le tubercule vibratile occupe l'aire pérituberculaire.

Le raphé est découpé en nombreuses languettes très pointues.

L'endostyle, large et droit, ne présente pas de caractères particuliers.

La branchie est régulièrement pourvue de six plis élevés (fig. 25, A). On compte trois à cinq sinus entre les plis et quinze à vingt par pli. Les sinus longitudinaux, peu élevés, laissent voir des mailles très allongées longitudinalement sur les plis. Cinq à six stigmates longs et étroits par maille sont régulièrement recoupés par un sinus parastigmatique. Souvent on peut observer des sinus parastigmatiques supplémentaires situés de part et d'autre du principal. Ces sinus ne sont pas constants et restent toujours incomplets.

Tous les exemplaires examinés à Roscoff présentaient des figures d'accroissement intercalaire dans leur branchie.

Le tube digestif (fig. 25, B) forme une boucle fermée qui occupe la plus grande partie de la face ventrale gauche du manteau. Il débute par un œsophage grêle, très long et courbé. La glande hépatique très volumineuse est divisée en plusieurs lobules échelonnés le long d'un estomac volumineux mais mal défini. La glande hépatique s'étend vers l'avant jusqu'au milieu de la face ventrale. L'intestin est large, cylindrique. Il se rétrécit au niveau d'un rectum très court évasé en anus non lobé.

La gonade droite (fig. 25, B) occupe entièrement les faces ventrale et postérieure du manteau. Elle est formée de quinze à vingt lobules hermaphrodites disposés en deux rangées de part et d'autre des canaux évacuateurs. Sa forme générale est celle d'un L. Les canaux débouchent au niveau du siphon cloacal. La gonade gauche est enfermée dans la boucle intestinale. Le nombre de lobules est plus réduit : une douzaine. Les canaux débouchent entre les deux branches de l'anse intestinale. Les deux gonades sont recouvertes par de petits endocarpes. Surtout sur la face droite du corps, on observe une accumulation d'endocarpes qui doublent la gonade.

Distribution.

Cette espèce est connue des côtes de Grande-Bretagne dans les mêmes localités que *P. microcosmus*. Sur les côtes françaises de l'Atlantique, l'espèce est signalée dans la Manche, de l'île de Ré, d'Arcachon et de Saint-Jean-de-Luz (Harant). Nous ne l'avons jamais rencontrée en Méditerranée. Ni

Source : MNHN, Paris

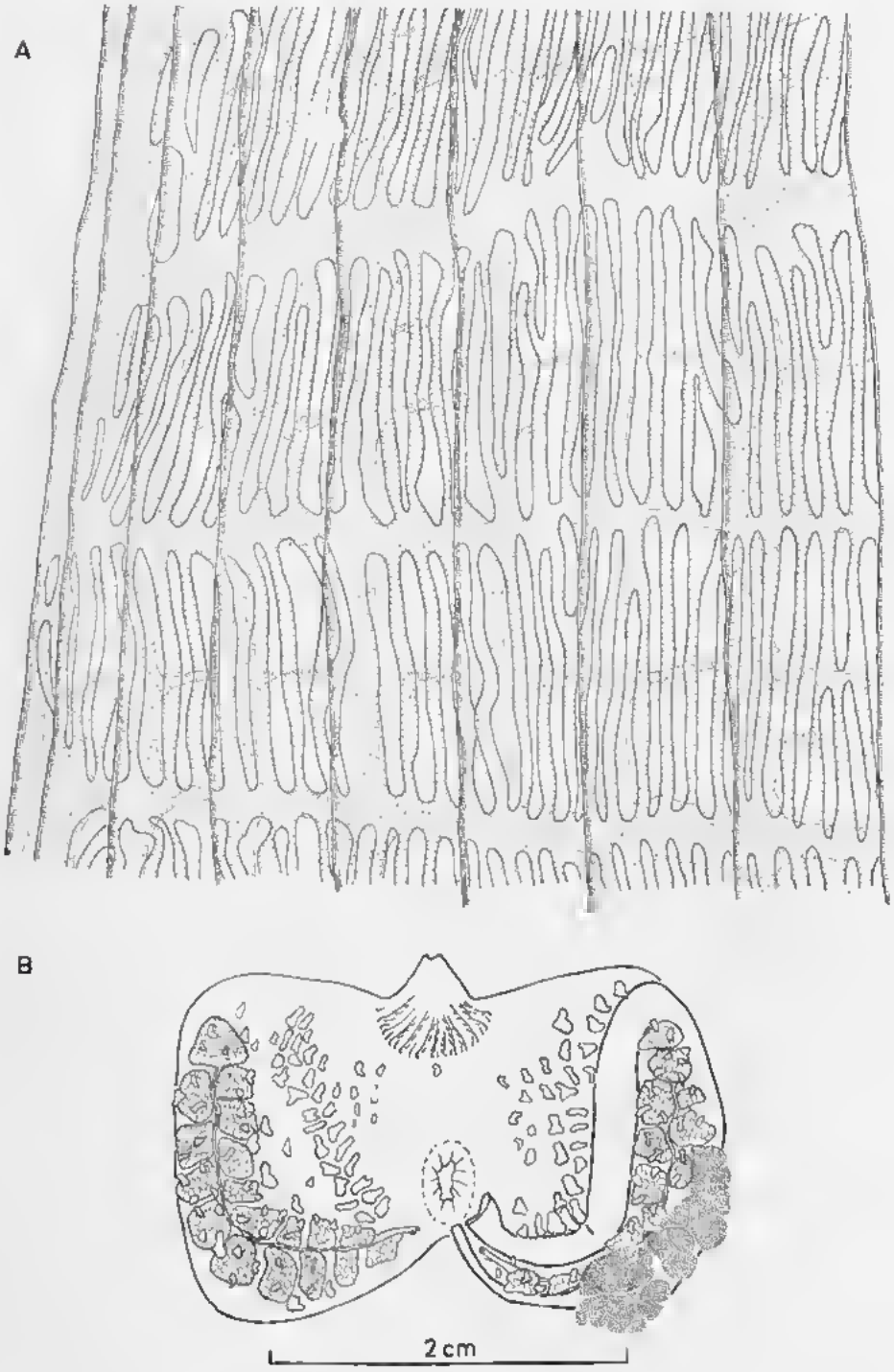

FIG. 25. — *Pyura squamulosa* : A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

Roule 1885, ni Heller 1877 n'ont signalé cette espèce. Dans la faune de France elle est signalée en Méditerranée sous le nom de *P. squamulosa f. mediterranea* (= var. *dura*). Cette forme, à notre sens, représente une espèce bien distincte que nous redécrirons ici sous le nom de *P. dura* (Heller) 1877.

Pyura dura (Heller) 1877

(fig. 26, fig. 27).

Cette espèce est très abondante en Méditerranée occidentale. Elle fut décrite de la mer Adriatique par Heller 1877, et retrouvée sur les côtes de Provence par Roule 1885. Ces deux auteurs n'eurent à leur disposition qu'un petit nombre d'exemplaires de taille souvent réduite.

Pérès 1959 redécrit cette espèce sous le nom de *P. vittata* (Stimpson) 1852, des grottes de Niolon et de Port-Miou où elle est abondante. Nous l'avons récoltée à Banyuls-sur-Mer dans les enrochements littoraux où elle vit en quantités importantes. Nous l'avons toujours trouvée, en plongée, pendue sous les surplombs. Dans ces conditions il est normal que l'espèce ne soit pratiquement jamais récoltée par les moyens classiques.

Nous décrirons cette espèce d'après des exemplaires de Méditerranée, puis nous étudierons des spécimens attribués à *P. vittata* récoltés par J. M. Pérès à Dakar et aux Antilles. Nous discuterons enfin les rapports existant entre *P. dura*, *P. vittata* et *P. lignosa*.

Description.

P. dura est de beaucoup la plus grosse *Pyura* d'Europe. Les plus grands spécimens que nous ayons examinés mesuraient 9 cm de long, 5 cm de haut, la distance intersiphonale étant de 7 cm. La taille habituelle varie entre 6 et 8 cm.

La tunique, très dure et très épaisse (jusqu'à 6 mm), possède une surface couverte de sillons séparant des mamelons irréguliers. Ces mamelons sont souvent recouverts par toute une épifaune : *Halymeda* (Algue), Bryozoaires divers, et même des Madréporaires tels *Caryophilla*. Sa coloration jaune ocré persiste dans le formol. Les siphons sont écartés l'un de l'autre et peu saillants. L'ascidie est fixée par sa face ventrale.

La couche externe de la tunique est envahie par des corpuscules calcaires de taille et de forme très irrégulières. Les plus grands font 0,5 à 0,8 mm. Il est exceptionnel chez les *Pyura* de rencontrer des spicules dans la tunique uniquement. Seule *P. cataphracta* des côtes d'Australie se trouve dans le même cas.

Les bandes pigmentaires sur les siphons sont généralement rose pâle. L'intensité de la coloration dépend de l'exposition de l'Ascidie à la lumière.

Le corps dépouillé de sa tunique apparaît jaunâtre, seuls les siphons sont rouge orangé. Les muscles sont invisibles.

Les tentacules sont nombreux, vingt à trente longs, falciformes de trois ordres différents, mais peu ramifiés. Les ramifications de premier ordre, au nombre d'une vingtaine sur les grands tentacules sont fines et ne portent que de rares digitations de second ordre.

Le tubercule vibratile, de forme très variable, est peu saillant. L'aire péritubercule s'étend largement vers l'arrière. L'endostyle mince ne présente pas de caractère particulier.

Le raphé est formé de languettes fines modérément longues. Sa base

Source : MNHN, Paris

paraît indivise. La lame branchiale droite se raccorde à une membrane faisant saillie à l'intérieur de la cavité buccale. Au niveau où cette membrane se raccorde à la lame branchiale gauche naissent les papilles du raphé.

FIG. 26. — *Pyura dura* spécimen de Banyuls : A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

Ainsi, si l'on observe le raphé il apparaît, vu de la droite, en membrane surmontée de languettes et vu par la gauche en une rangée de languettes exclusivement.

Le sac branchial (fig. 26, A) est formé de six plis très élevés, se recouvrant largement les uns les autres. L'aspect est fin et régulier. Pour un individu de grande taille (8,5 cm) on compte trois à quatre sinus entre les plis et trente à quarante sinus par pli. Sur les plis les sinus longitudinaux apparaissent élevés. Les sinus transverses sont larges et font très nettement saillie dans la cavité branchiale. Ils délimitent des mailles carrées perforées par trois à quatre stigmates peu allongés le plus souvent recoupés par des sinus parastigmatiques. Des restes de spirales sont visibles au sommet du pli.

Le tube digestif (fig. 26, B) forme une boucle ouverte. Il débute par un œsophage grêle et courbé parcouru par un sillon. La glande hépatique est concentrée en un seul organe très saillant, presque pédicellé, de couleur vert foncé. La boucle intestinale est isodiamétrique et se termine par un court rectum rétréci qui s'ouvre directement dans le siphon cloacal.

Les gonades sont très variables. Leur structure générale est celle de la majorité des *Pyura* : deux rangées de lobules alignés de part et d'autre des canaux évacuateurs. Nous avons représenté (fig. 26, B) des gonades d'un type moyen. Il faut remarquer l'irrégularité de taille et de disposition des lobules, leur tendance à se diviser. La courbure des gonoductes est, par contre, bien constante.

Les endocarpes sont nombreux, surtout groupés sur la face gauche au-dessus de l'anse intestinale. Ils sont plus rares sur la face droite. Le tube digestif et le manteau sont envahis par des granulations de ptérines.

Il existe un velum cloacal net mais peu élevé.

Répartition et Remarques.

La répartition de cette espèce, que seuls les plongeurs peuvent récolter en quantité importante, est très mal connue. Sa présence est certaine à Banyuls-sur-Mer et à Marseille. Elle a été décrite dans l'Adriatique. Nous l'avons personnellement récoltée sur la côte est de la Sicile (Iles Cyclopines à 15 m de profondeur).

Cette espèce a également été rencontrée dans des graviers de maërl fixés sur des thalles morts dans la région de Marseille, et à la Ciotat. Dans ce fond, *P. dura* ne dépasse pas 1,5 à 2 cm. Les individus sont rabougris présentant souvent des malformations, mais les gonades sont développées et fonctionnelles.

Les larves se fixent sur des substrats défavorables aux adultes, les exemplaires se développent mal mais, grâce à la possibilité d'une maturité sexuelle juvénile, l'espèce peut survivre.

Il est probable que cette forme naine de *P. dura*, la seule que les moyens classiques d'exploration marine puissent récolter facilement, a été plusieurs fois rencontrée en Méditerranée et déterminée au moyen de la faune de France sous le nom de *P. squamulosa*.

Spécimens du Sénégal.

Nous avons examiné des spécimens récoltés en baie de Ham (Sénégal) sur un fond de 15 m par J. M. Pérès (fig. 27).

L'aspect de la tunique est légèrement différent de celui des exemplaires méditerranéens. Le corps est plus trapu, les siphons plus rapprochés. Mais

Source : MNHN, Paris

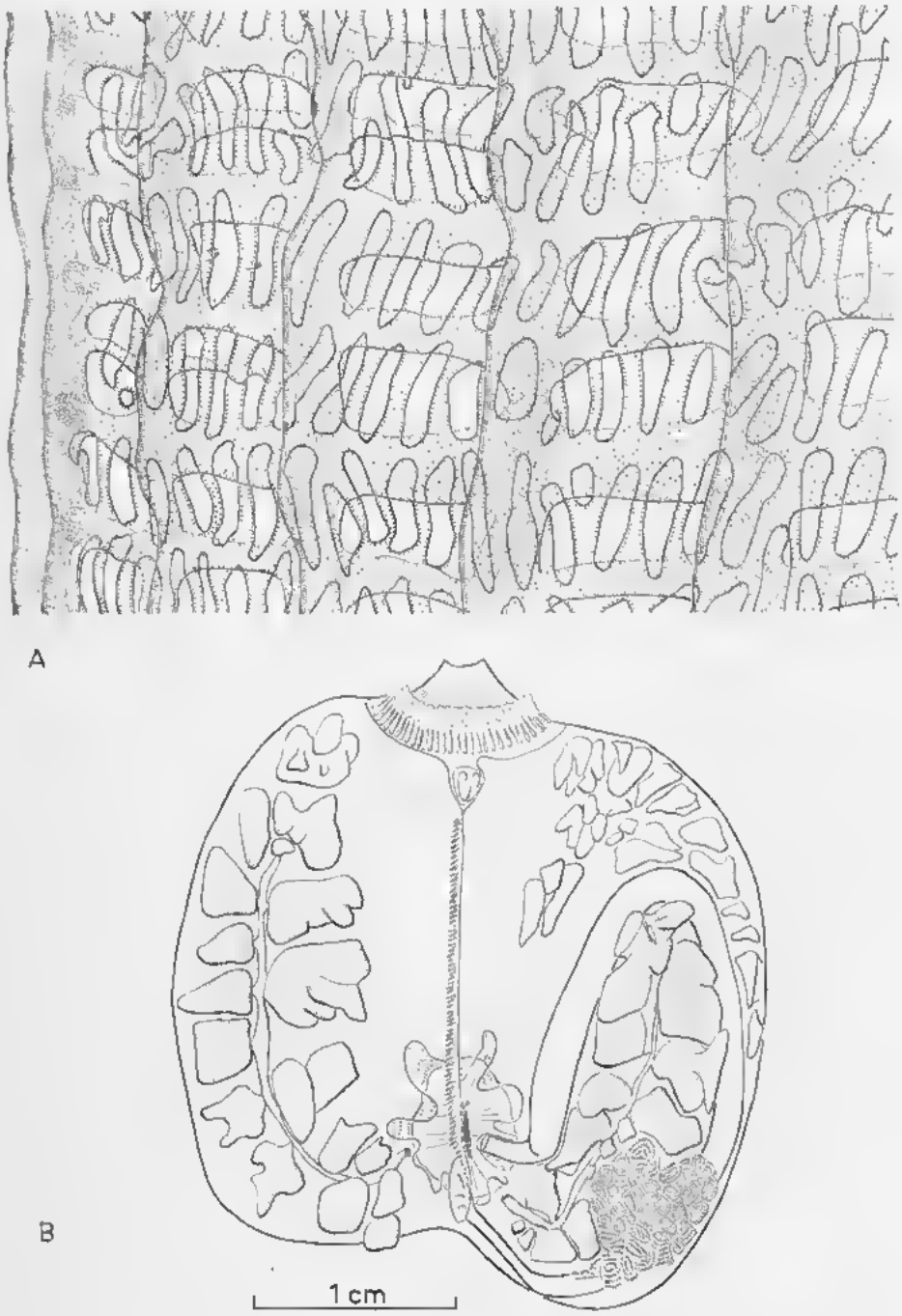

FIG. 27. — *Pyura dura* spécimen du Sénégal : A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

nous avons pu observer les concrétions calcaires de la couche externe de la tunique. La provenance exacte et la disposition sur le substrat de ces exemplaires n'ont pas été précisées.

Les tentacules sont plus nombreux et souvent légèrement plus branchus. La position du tubercule vibratile est plus antérieure. Le tube digestif, en boucle ouverte possède un œsophage particulièrement long et étroit, la masse hépatique est ainsi reportée très antérieurement sur la face ventrale (fig. 27, B).

Les gonades montrent plus de lobules, une trentaine pour la gonade droite au lieu de quinze à vingt, mais les lobules sont beaucoup plus petits. La différence de taille est moins marquée entre les gonades que dans les exemplaires méditerranéens, mais les courbures des gonoductes sont semblables. Nous avions d'ailleurs remarqué la grande variabilité des gonades de *P. dura*.

Les endocarpes sont plus nombreux et répartis plus uniformément.

La branchie (fig. 27, A) des exemplaires africains apparaît plus massive que celle des spécimens de Marseille ou de Banyuls. Les sinus transverses sont plus marqués, les stigmates plus courts, et les sinus parastigmatiques ne se rencontrent plus que dans la partie tout à fait terminale du pli.

Enfin le velum cloacal est beaucoup plus développé.

Pyura vittata (Stimpson) 1852

(fig. 28).

Nous avons pu examiner un spécimen en très mauvais état de *P. vittata* dragué par le « Président Théodore Tissier » le 17 mars 1951 (Ilet à Cabrit, Terre du haut, Iles Saintes, Antilles).

L'exemplaire mesure 5,5 cm de long, sa tunique ferme présente des irrégularités et des plaques plus dures. Les siphons sont très fortement plissés. L'aspect externe de ce spécimen ressemble étonnamment à celui de *P. dura* du Sénégal. Les siphons sont seulement un peu plus rapprochés. La tunique ne contient pas de concrétions calcaires.

Les tentacules, en grande partie coupés, sont peu branchus, les ramifications de premier ordre sont rabattues sur les tentacules.

Le tubercule vibratile n'a pu être observé. Le raphé est constitué par des languettes fines.

La branchie possède six plis élevés, se recouvrant les uns les autres. On compte une trentaine de sinus par plis et cinq à huit entre les plis. La branchie est remplie de granulations de ptériues alors qu'elle en est dépourvue chez *P. dura*. Sa structure fine (fig. 28, A) est sensiblement différente de celle de *P. dura*.

On note en particulier la présence d'un réseau musculaire très important dans toute la branchie. Des fibres, très minces, et très longues envahissent la base des sinus longitudinaux et des sinus transverses de tout ordre, y compris les sinus parastigmatiques. Dans les sinus transverses interstigmatiques existent en plus des fibres hélicoïdales qui doublent les parois

---

Fig. 28. — *Pyura vittata* : A, fragment de branchie montrant la musculature; B et C, faces gauche et droite d'un grand spécimen; D et E, faces gauche et droite d'un petit spécimen. (Les figures B à E sont extraites de Van Name 1945.)

Source : MNHN, Paris

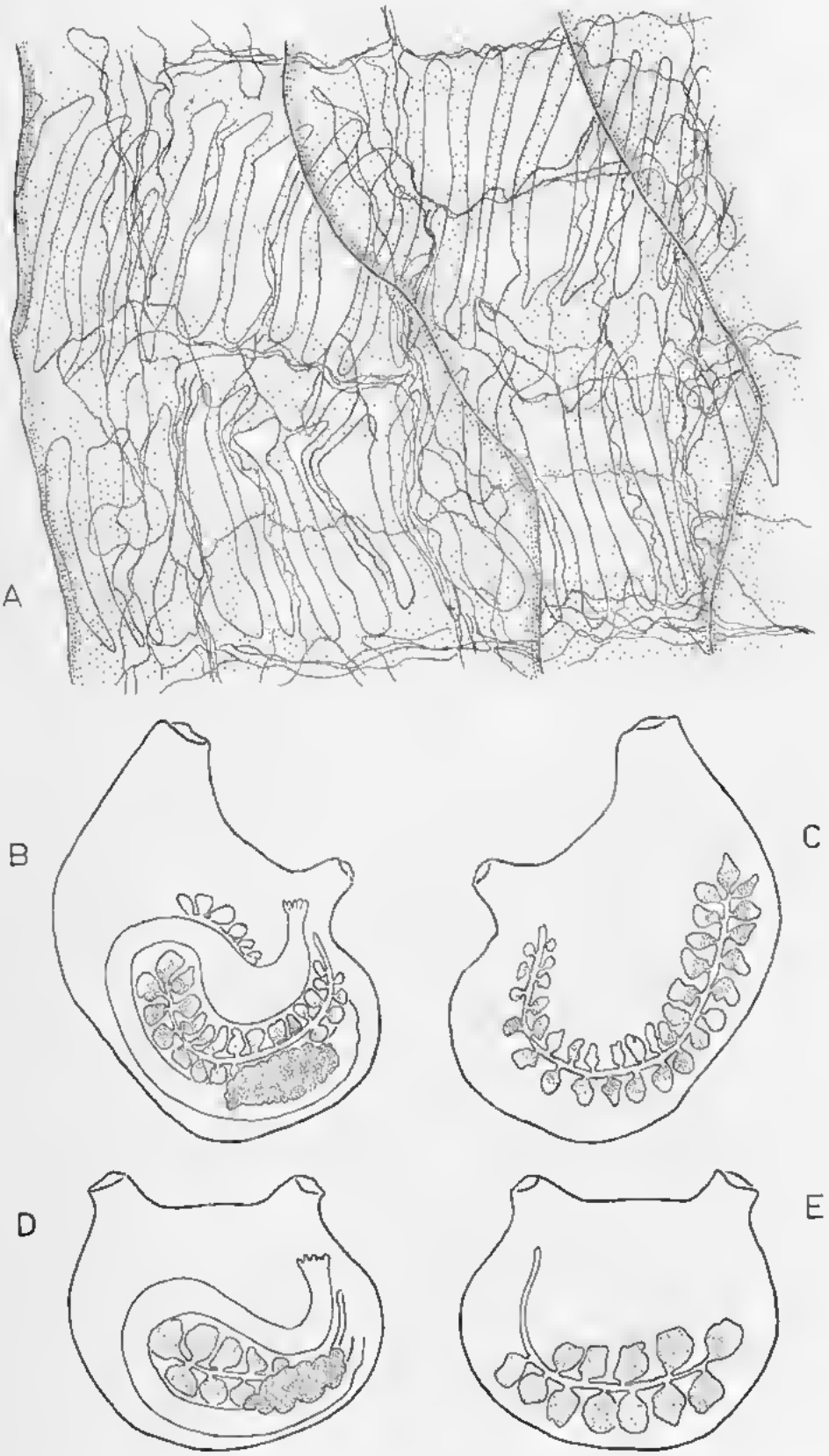

Fig. 28. — Légende ci-contre.

Source : MNHN, Paris

externes des sinus. Parfois une ou deux fibres musculaires parcourent les sinus longistigmatiques.

C'est la seule espèce où nous ayons observé une telle musculature.

Seules les portions postérieures du tube digestif ont pu être observées. Nous avons reproduit (fig. 28, B, C, D et E) la disposition du tube digestif et des gonades de cette espèce telle que Van Name 1945 les figure. L'œsophage large et court et le foie forment une masse volumineuse saillante. Le rectum est rectiligne, l'anus n'est pas lobé.

La gonade droite est composée de douze lobules polyédriques saillants et rapprochés les uns des autres. La partie des lobules qui est la plus proche de la branchie est souvent prolongée par un endocarpe. Nous avons pu également observer des endocarpes dans la partie antérieure de la boucle intestinale et le long du rectum. La gonade gauche n'a pu être observée. Le velum cloacal est très court.

Remarques sur *P. dura*, *P. villata*, *P. lignosa* et leurs synonymes.

Les descriptions que nous venons de donner montrent que *P. dura* et *P. villata*, en dépit d'un aspect très ressemblant, sont en réalité deux espèces différentes.

P. dura est bien caractérisée par les concrétions calcaires de sa tunique, par son œsophage grêle et particulièrement long, ainsi que par la structure de ses gonades et celle de sa branchie.

P. villata, elle, est aussi, d'après Van Name 1945, une espèce très polymorphe. Mais sa tunique ne possède pas de concrétions, son œsophage est court, les lobules de ses gonades sont massives et beaucoup plus régulièrement disposés, l'anus est généralement lobé, enfin la structure branchiale est tout à fait caractéristique.

Van Name 1945 donne une description globale de toutes les populations de *P. villata* qu'il a pu examiner. Il considère que *P. laevigata* (Heller) 1878 et Sluiter 1908, *P. torpida* (Sluiter) 1908 et *P. chazaliei* (Sluiter) 1908 sont synonymes. Dans l'état actuel de nos connaissances, et compte tenu de la très importante variabilité fondamentale de cette espèce, nous devons également considérer ces espèces comme synonymes.

Nous remarquerons que *P. torpida* présente un élargissement au niveau du rectum analogue à celui figuré par Van Name (fig. 28, C). L'anus de *P. chazaliei* n'est pas lobé alors que Van Name ne figure que des anus lobés. Ceci est confirmé par l'exemplaire que nous avons examiné.

Par contre *P. discrepans* (Sluiter) 1908, ne nous semble pas pouvoir être considéré comme une *P. villata*. Cette espèce se distingue par ses caractères branchiaux. « Ceux-ci (les stigmates) sont très petits, presque circulaires, quoiqu'un peu plus longs que larges. Dans la partie antérieure les stigmates sont encore arrangés régulièrement en rangées transversales, de manière qu'on trouve quatre à cinq stigmates entre deux côtes longitudinales. Mais dans la partie postérieure cette régularité se perd graduellement, les petits stigmates sont répandus sans ordre, et il y a des endroits où ils font tout à fait défaut ».

Cette disposition, confirmée par une figure rappelle tout à fait la branchie de *M. nudistigma*.

De plus la gonade de cette espèce est aussi anormale. Dans la partie antérieure les lobules ne sont pas reliés aux canaux évacuateurs. Ils ne s'ouvrent pas.

Source : MNHN, Paris

Van Name 1945 considère cette espèce comme un monstre. Il nous est difficile de l'admettre, car on trouverait deux monstruosités différentes (la branchie et les gonades) dans un seul individu; de plus Sluiter 1908 signale en avoir rencontré plusieurs individus.

Par contre, il semble exister des rapports étroits entre *P. dura* et *P. lignosa* Michaelsen 1908. Cette espèce fut décrite pour deux spécimens très gros trouvés sur les piles du port de Puntarenas sur la côte ouest de Costa-Rica. Depuis elle n'a plus été retrouvée que sous forme de petits individus matures mais juvéniles.

La forme externe, la disposition des plis branchiaux et des gonades sont presque identiques chez *P. lignosa* et *P. dura*. L'existence de populations de petite taille, sexuellement mûres dans les deux espèces, confirme le parallélisme troublant qui existe entre elles.

Pyura tessellata (Forbes) 1848

(fig. 23, C et fig. 29).

Son allure très particulière l'isole des autres *Pyuridae*.

Le corps est de petite taille 1 à 2,5 cm aplati dorso-ventralement. L'Ascidie est fixée par toute sa face ventrale au substrat. Les siphons sont éloignés l'un de l'autre et peu proéminents. La partie libre de la tunique est entièrement couverte de plaques polygonales épaisses simulant des écailles. Lorsque l'animal est en extension, les plaques sont séparées les unes des autres par des filets de tunique molle; chez les individus contractés, les plaques s'imbriquent exactement les unes dans les autres. La zone de la tunique qui est en contact avec le substrat est molle et transparente.

Sur les animaux vivants les siphons sont roses ou incolores, suivant la profondeur à laquelle les exemplaires ont été récoltés.

Le corps, dépouillé de sa tunique, apparaît jaunâtre, les siphons colorés en violet. Le manteau est mince. La musculature est réduite.

Il y a généralement dix-huit grands tentacules plus quelques petits, intercalés entre les grands. Les ramifications de premier ordre sont longues, celles de second ordre, rares et courtes.

Le tubercule vibratile petit, peu saillant, en forme de U est isolé au milieu d'une aire péritentaculaire d'extension considérable.

Le raphé est découpé en languettes. Chaque languette correspond à un sinus transverse. La hauteur des languettes croît d'avant en arrière.

L'endostyle, profond, est bordé par deux crêtes bien marquées.

La branchie (fig. 29, A) est pourvue de quatre plis peu élevés ne se recouvrant pas les uns les autres. En moyenne on compte douze à seize sinus par pli et quatre à six entre les plis. Les mailles allongées longitudinalement entre les plis sont percées de deux à quatre stigmates sur les plis. Le nombre de stigmates peut atteindre cinq ou six entre les plis. Les stigmates assez longs sont régulièrement recoupés sur les plis par les sinus parastigmatiques. Entre les plis, les sinus parastigmatiques se transforment souvent en sinus interstigmatiques et deux de ces sinus apparaissent pour recouper à nouveau les stigmates. Au point de contact entre les sinus longitudinaux et transverses pousse une papille. Ces papilles existent même au niveau des sinus parastigmatiques.

Le tube digestif (fig. 29, B) forme une boucle fermée. L'œsophage court est courbé à angle droit. L'estomac, peu marqué est recouvert par deux

Source : MNHN, Paris

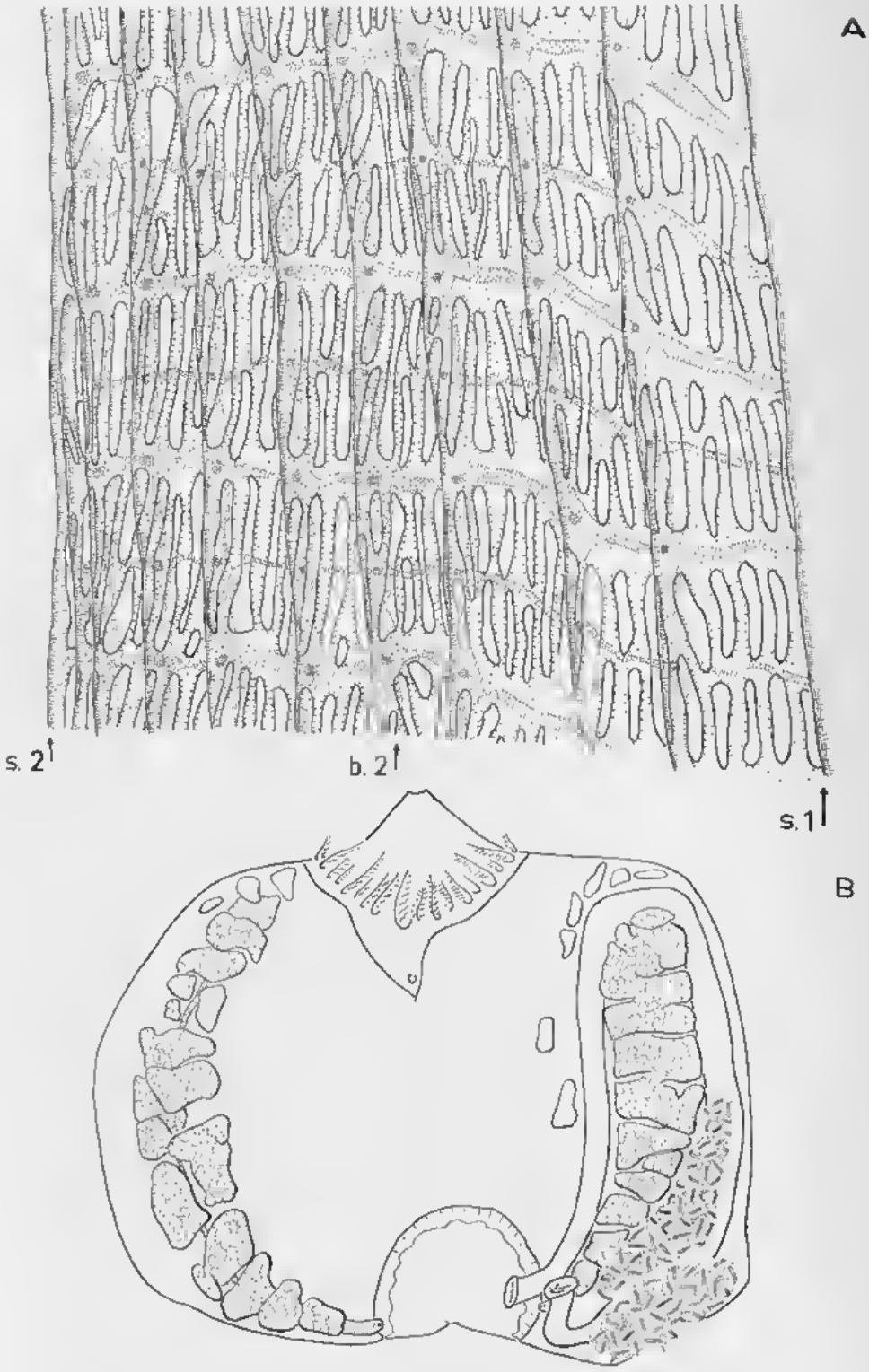

FIG. 29 — *Pyura tessellata* : A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

masses hépatiques d'aspect semblable. L'intestin isodiamétrique décrit une courbe qui se termine par un anus non lobé.

Les gonades (fig. 29, B) ne sont plus du type le plus primitif des *Pyura*. Les lobules hermaphrodites sont soit : alignés en deux rangées plus ou moins régulières de chaque côté des gonoductes, soit situés directement au-dessus des canaux. La gonade gauche occupe toute l'anse intestinale.

Contrairement à l'affirmation de Berrill 1950, il existe des endocarpes dans la partie la plus antérieure de la gonade droite et au-dessus de l'anse intestinale.

Le velum cloacal est peu développé.

La réduction du nombre de plis, quatre au lieu de six, chez cette espèce, doit être interprétée comme une réduction évolutive. La branchie de *Microcosmus glacialis* montrait une trace de pli n° 2 et nous l'avions interprétée comme une branchie primitive. Au contraire ici la branchie est parfaitement bien développée; il n'existe aucune trace que l'on pourrait interpréter comme un pli n° 2.

Des éléments nouveaux : les papilles apparaissent.

Si l'on examine les deux espèces de *Pyura* qui possèdent quatre plis branchiaux : *P. tessellata* et *P. stubenrauchi* on s'aperçoit que dans les deux cas il s'agit d'espèces aplaties dans le sens dorso-ventral. On peut donc supposer que cet aplatissement provoque une réduction de la branchie.

Répartition.

Cette espèce a une aire de répartition considérable. Elle est connue dans l'Atlantique nord sur la côte de Norvège jusqu'au Fröy Fjord, dans la mer du Nord, sur tout le littoral des Iles Britanniques et de la Manche. Cette espèce n'a jamais été signalée sur la côte atlantique française mais sa présence est certaine en Méditerranée. Elle est rare à Banyuls-sur-Mer (La Ruine, Harant 1930; Fonds à *Microcosmus* et plateau du Balandreau, Monniot 1965) elle a été retrouvée dans le maërl de Marseille.

Dans toutes ces stations *P. tessellata* n'est jamais très abondante. On la rencontre sous les rochers de la zone des marées sur les fonds de galets et de coquilles jusque vers 150 m de fond en Méditerranée.

Pyura haustor (Stimpson) 1864

(fig. 30)

Nous avons pu étudier cette espèce grâce à MM. Illg et Abbott qui ont accepté de nous en confier quelques spécimens. Les exemplaires de grande taille que nous figurerons proviennent de Puget Sound, État de Washington.

La taille des spécimens examinés varie entre 5 et 8 cm. Le corps est attaché par la face ventrale et postérieure. Par rapport à cette surface de fixation le siphon buccal très long (2,5 cm) se dresse, formant un angle de 50 à 60°. Le siphon cloacal presque aussi long est parallèle au siphon buccal. Son implantation a lieu à peu près au niveau de la partie antérieure de la surface de fixation. Cette forme « en diagonale » est tout à fait caractéristique de l'espèce.

La tunique est mince de 1 à 2 mm, nettement séparée en deux couches. La plus externe présente des tubercules et des plis peu prononcés. Les siphons longs et cylindriques sont soulignés par quatre séries de tubercules.

Source : MNHN, Paris

L'ensemble du corps et surtout les siphons sont recouverts de petites épines. La tunique de la plupart des exemplaires est couverte d'épibiotes (Bryozoaires, Hydraires, et Protozoaires Folliculinides).

Le corps dépouillé de sa tunique garde l'allure particulière de l'espèce. La musculature des siphons est dense et le manteau épais ne laisse pas deviner la structure interne.

Les tentacules sont en nombre variable. Nous en avons compté, sur le plus grand individu, vingt-cinq de trois ou quatre ordres disposés irrégulièrement. Les tentacules ne sont pas très grands, moins du demi-diamètre du siphon. Les ramifications de premier ordre sont nombreuses, égales et régulièrement disposées, celles de second ordre sont courtes et prennent la forme de boutons arrondis à leur extrémité libre. Les tentacules sont implantés sur un bourrelet particulièrement épais.

Le tubercule vibratile est petit, de forme simple, généralement il s'ouvre vers l'avant ou légèrement latéralement. L'aire pérituberculaire est vaste.

Le raphé (fig. 30, B) est formé de languettes longues et pointues. Van Name 1945 (fig. 30, C) le décrit en ces termes : « Dorsal lamina a continous membrane whose margin is cleft into slender tapering languets. » Nous n'avons pas confirmé cette observation. Comme chez toutes les Ascidies le raphé est décalé vers la gauche de l'animal. Chez les *Pyuridae*, et cela est particulièrement net chez *P. haustor*, *P. dura* et chez les *Halocynthia*, la partie dorsale de la branchie est formée par une lame imperforée qui se raccorde aux lames branchiales droite et gauche (fig. 30, B et C). Le raphé vrai prend naissance au contact de cette lame et de la lame branchiale gauche.

L'endostyle est net mais peu développé.

La branchie est formée de six plis élevés se recouvrant les uns les autres. Les plis sont particulièrement épais surtout à leur base. On compte chez les grands individus de vingt à trente-cinq sinus par plis et trois à cinq entre les plis. Le réseau des sinus transverses et longitudinaux est bien marqué, ce qui contribue à donner à la branchie de *P. haustor* une allure massive.

La structure fine (fig. 30, A) montre un réseau très régulier de sinus longitudinaux élevés. Les sinus transverses sont larges, ils font nettement saillie dans la cavité branchiale, et sont souvent marqués à leur sommet d'une crête légèrement saillante. Les mailles sont carrées, elles contiennent quatre à six stigmates allongés, très réguliers. Dans la plupart des cas les stigmates sont recoupés par un sinus parastigmatique cylindrique très épais.

Le tube digestif (fig. 30, D) forme une boucle presque fermée. L'ensemble du tube digestif est presque isodiamétrique. L'œsophage large est pourvu d'un sillon, il s'ouvre dans un estomac non différencié. La glande hépatique est divisée en plusieurs lobes, six petits de couleur claire et un septième très volumineux pédonculé de coloration sombre. Le rectum n'est pas différencié et l'anus non lobé s'ouvre au niveau du siphon cloacal.

Les gonades sont très volumineuses. La gonade droite est composée de trente-cinq à quarante lobules hermaphrodites volumineux peu lobés, disposés en deux ou trois rangées autour des gonoductes. Généralement une série de lobules recouvre les canaux. La partie mâle est périphérique, la partie femelle interne se continue souvent dans le pédoncule qui relie l'ovaire à l'oviducte général. L'ensemble de la gonade épouse la forme de la

Source : MNHN, Paris

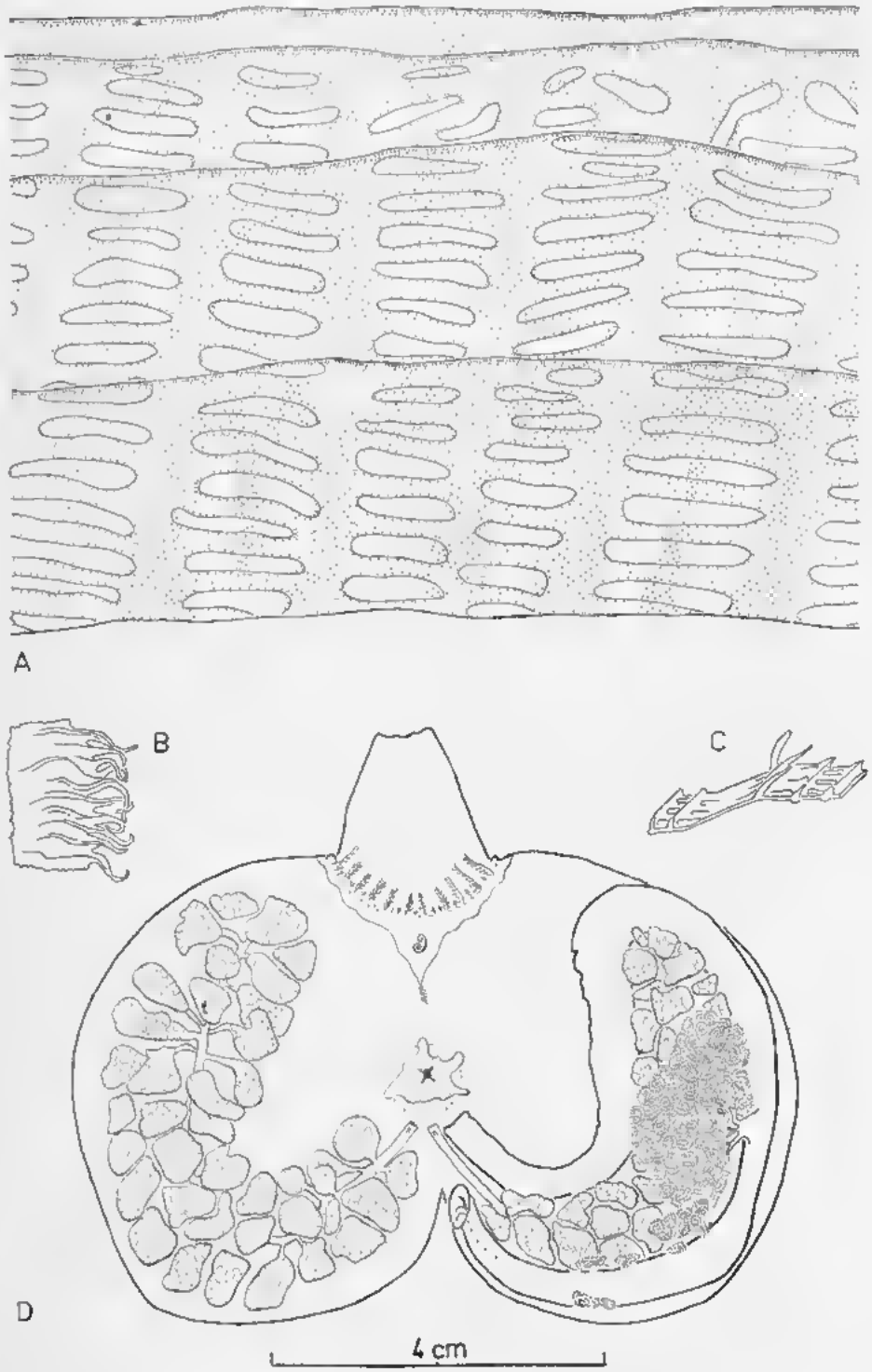

FIG. 30. — *Pyura haustor* : A, sommet d'un pli; B, détail du raphé d'après VAN NAME 1945; C, interprétation du raphé; D, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

partie ventrale du manteau. Les gonoductes se terminent très près du siphon cloacal. Ils s'ouvrent par deux papilles lobées. La gonade gauche moins volumineuse occupe tout l'espace situé dans la boucle intestinale. Les papilles génitales gauches s'ouvrent exactement au même niveau que celles de droite.

Nous n'avons pas observé d'endocarpes. Van Name 1945, signale qu'ils existent parfois mais qu'ils sont très petits.

Il existe un velum cloacal peu développé.

Répartition :

Se référer à Van Name 1945.

Pyura mirabilis (Drasche) 1881

(fig. 31).

Nous avons pu étudier deux exemplaires de cette intéressante espèce provenant de la côte ouest des U.S.A. (Puget Sound, État de Washington). L'un des exemplaires était d'une taille exceptionnelle : 8 cm alors que la plus grande taille signalée par Van Name 1945 est de 6,5 cm.

Le corps de cette espèce est allongé, les deux siphons opposés, les dimensions externes sont de 8 cm pour la distance entre les deux siphons, 3,5 cm de diamètre pour le corps qui est presque cylindrique. La tunique lisse est plissée transversalement. La tunique interne des siphons est particulièrement épaisse dans cette espèce.

Le corps, dépouillé de sa tunique, apparaît jaunâtre. Le manteau mince laisse voir le réseau musculaire formé de larges bandelettes disposées régulièrement.

Les tentacules sont longs, falciformes, très peu branchus. On en compte dix-huit à vingt de deux ordres, il en existe en outre quelques très petits irrégulièrement disposés entre les grands.

Le tubercule vibratile n'a pu être observé.

Le raphé est fermé par une série de languettes.

L'endostyle est très large.

La branchie (fig. 31, A) est pourvue de sept à huit plis de chaque côté. Le plus grand spécimen comportait cinq plis complets plus deux n'atteignant pas l'entrée de l'œsophage à droite, et six plus deux à gauche. Les plis sont peu élevés et décroissent de la partie dorsale vers la partie ventrale du corps. La hauteur maximale des plis est égale ou légèrement supérieure à la distance entre deux plis. Il existe une dizaine de sinus sur les plus grands plis et quatre à cinq entre les plis. Les stigmates sont petits, arrondis, irréguliers. Le réseau des sinus transverses est peu net.

Nous n'avons pas observé de sinus parastigmatiques.

La forme du tube digestif est tout à fait particulière (fig. 31, B). L'œsophage est long, troncônique dans sa partie antérieure. Il se dirige vers le siphon cloacal puis, au voisinage de celui-ci se rebrousse complètement. Il débouche dans un estomac très peu élargi situé sous l'entrée de l'œsophage. La glande hépatique n'est pas différenciée, l'estomac est irrégulièrement plissoté. L'intestin isodiamétrique forme une boucle, et n'occupe que les deux tiers postérieurs de la face ventrale du corps. La branche descendante est rectiligne et débouche au niveau du siphon cloacal, sous le point de rebroussement de l'œsophage par un anus à bord lisse.

Source : MNHN, Paris

Les gonades sont massives, en forme de boudin et rectilignes. Elles se disposent au milieu de la face ventrale. La partie mâle est périphérique. Le canal déférent court sur la face interne des gonades. La gonade gauche située dans l'anse intestinale est plus petite que la gonade droite.

Il existe un velum cloacal. Nous n'avons pas trouvé d'endocarpes.

Distribution.

Cette espèce ne semble jamais abondante mais elle est connue des côtes du Japon et de la côte Pacifique de l'Amérique du Nord.

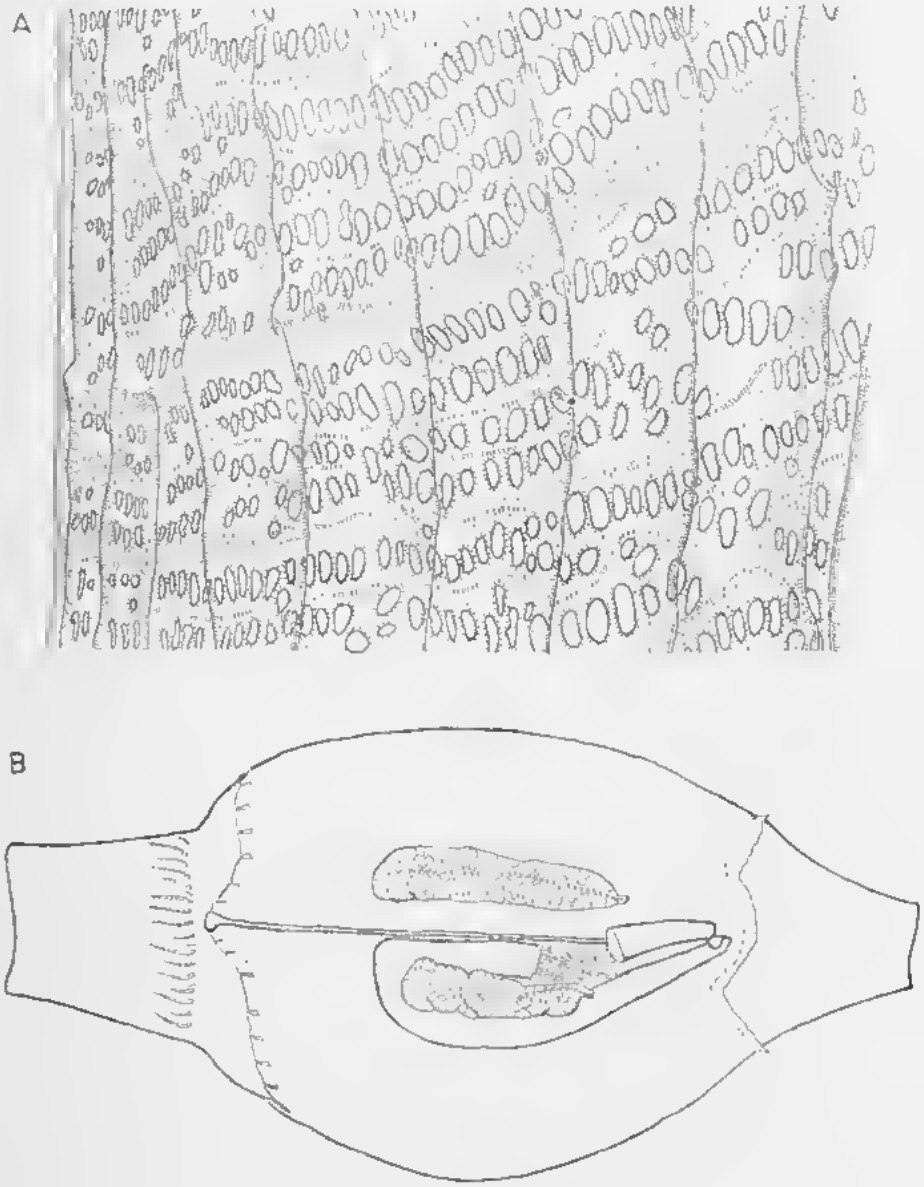

FIG. 31. — *Pyura mirabilis :* A, pli branchial; B, face interne du manteau. (N.B. L'animal est représenté ouvert par la face dorsale.)

Source : MNHN, Paris

Ritter 1907 l'avait décrite sous le nom de *Microcosmus transversaria*, n'ayant pu observer le raphé. En aucun cas, on ne peut considérer cette espèce comme appartenant au genre *Microcosmus*. Elle s'en éloigne par ses gonades et beaucoup d'autres caractères. Il s'agit au contraire d'une espèce évoluée à écologie spéciale très adaptée à la vie sur des fonds meubles.

P. elongata Tokioka 1952 semble se rapprocher de *P. mirabilis* mais cette espèce, malgré une allure semblable, s'en éloigne beaucoup. Elle possède en particulier un foie différencié en deux parties, six plis élevés, vingt à vingt-quatre sinus par plis, et vingt-sept tentacules malgré une taille beaucoup plus réduite 2,4 cm au lieu de 8.

Pyura stolonifera (Heller) 1878

(fig. 32).

Nous avons étudié plusieurs exemplaires de cette espèce provenant de Dakar. Le matériel a été récolté par J. M. Pérès qui avait décrit *P. violacea* d'après ces spécimens. Or, les exemplaires examinés se rapportent tous à l'espèce *P. stolonifera* telle qu'elle a été définie par de nombreux auteurs.

Les exemplaires de Dakar, de taille moyenne (4 à 5 cm), sont agglomérés les uns aux autres. La forme de l'individu isolé est globuleuse, la tunique est molle et d'aspect gélatineux, toute la partie antérieure du corps est couverte de mamelons pointus. Les deux siphons, peu proéminents, sont très proches l'un de l'autre.

Le manteau est relativement mince et la musculature faible. Les tentacules sont peu nombreux, dix à douze très grands et extrêmement branchus. Malgré leur petit nombre, ils peuvent obstruer complétement le siphon buccal. Le tubercule vibratile, très gros, présente un aspect méandriforme. Très souvent, il fait largement saillie et prend la forme d'une éponge.

Le raphé a presque entièrement disparu. L'entrée de l'œsophage se trouve au-delà de la moitié antérieure du corps. La distance entre le tubercule vibratile de l'entrée de l'œsophage ne dépasse pas 3 à 4 mm. C'est normalement dans cet espace que se développe le raphé. La lame non perforée qui raccorde les parties droite et gauche de la branchie existe dans le court espace. Les sinus transverses des deux branchies se rejoignent en se soudant à cette lame. On peut néanmoins observer au niveau de l'axe médio-dorsal un épaississement de ces sinus. C'est cet épaississement qui représente le raphé.

La branchie des exemplaires que nous avons examinés était très endommagée; arrachée par lambeaux, perforée, à demi décomposée, il nous a été impossible d'en étudier la structure. Il était possible de reconnaître les traces de six plis branchiaux. Les plus ventraux décrivent un arc considérable et leur longueur égale au moins six à sept fois celle du pli le plus dorsal.

Le tube digestif (fig. 32) forme une boucle presque fermée. L'œsophage long et courbe est parcouru par un sillon. La glande hépatique est fragmentée en cinq lobes. Les plus antérieurs étant les plus petits. Tous ces lobes sont pédonculés et ne se raccordent au tube digestif que par leurs canaux évacuateurs. La boucle intestinale est en grande partie cachée par la gonade gauche. Le rectum forme un angle prononcé avec la branche descendante du tube digestif, il se dirige vers l'avant et se termine par un anus formé de lobes obtus.

Source : MNHN, Paris

Les gonades sont massives. La droite est formée de cinq à huit lobules femelles alignés; la partie mâle déborde des lobules et s'étale sur une bonne partie du manteau. Les lobules de la gonade gauche se disposent en trois rangées; la plus importante, celle du milieu, se trouve dans l'anse intestinale. La série ventrale se place à cheval sur la branche ascendante du tube digestif alors que la rangée la plus dorsale déborde à l'extérieur de la boucle intestinale. Là aussi, la partie mâle s'étend, recouvre le tube digestif et une bonne partie du manteau. Le gonoducte s'ouvre dans l'anse intestinale.

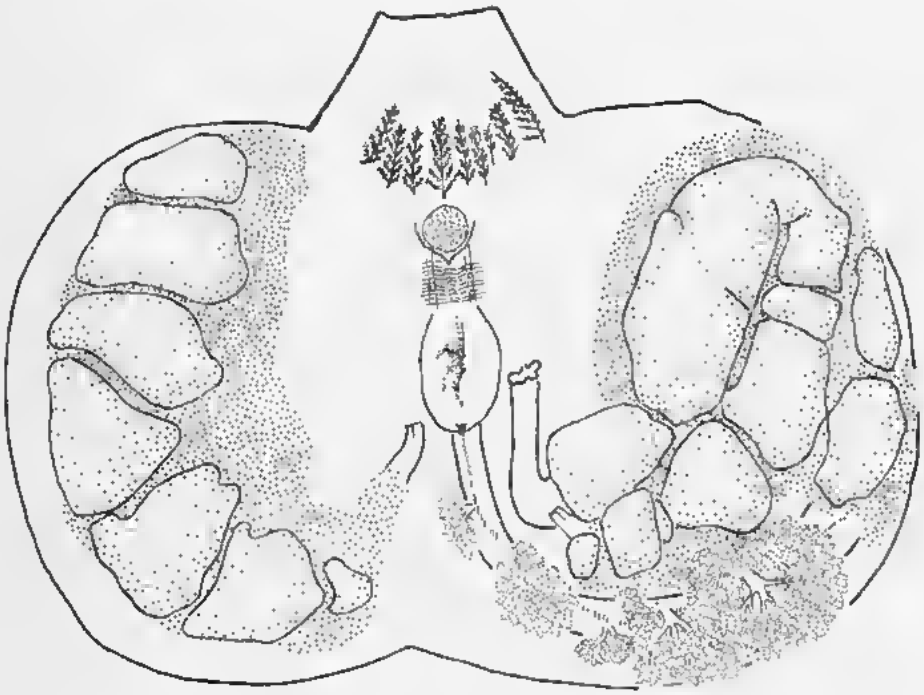

FIG. 32. — *Pyura stolonifera :* face interne du manteau.

Répartition et synonymie :

Trois caractères séparent cette espèce de toutes les autres du genre *Pyura* : son tubercule vibratile méandriforme, l'absence de raphé et la structure massive des gonades. HELLER 1878, décrivit *P. stolonifera* dans le genre *Cynthia (Pyura)*. Par contre HERDMAN, SLUITER et DRASCHE en firent des *Microcosmus* à cause des gonades massives. MICHAELSEN 1904, créa le genre *Cynthiopsis* pour cette espèce.

Plus tard, HARTMEYER 1911, puis SLUITER 1927, replacèrent *P. stolonifera* dans le genre *Pyura*.

La répartition de cette espèce et de ses synonymes est considérable; le type fut décrit de l'Afrique du Sud, ainsi que *Cynthiopsis valdiviae*, *Microcosmus herdmani*, *Microcosmus coalitus* et *Cynthia vanhoffeni*.

Leur répartition sur la côte Sud d'Afrique s'étend de Durban et la côte de Mozambique sur l'Océan Indien à l'Atlantique jusqu'au 23e degré

Source : MNHN, Paris

de latitude sud. Sluiter 1927 découvrit l'espèce sur la côte du Maroc à Rabat (34° de latitude nord). Il s'étonnait de cette énorme lacune entre ces deux stations. La découverte de *P. stolonifera*, à Dakar la comble en partie.

P. stolonifera est connue également en Australie et aux Iles Chatham (Kott 1952, Hartmeyer et Michaelsen 1928). Ces auteurs considèrent que *Cynthia praepucialis*, est un synonyme de *P. stolonifera*.

Sluiter, en 1927 fait un certain nombre de remarques concernant l'anatomie. Les tuniques des différents individus d'un groupe sont coalescentes au Maroc. Le tubercule vibratile est de forme normale chez le jeune, puis au fur et à mesure de la croissance, il se complique. La plupart des auteurs ont décrit les deux types de tubercules vibratiles.

Il faut remarquer que de nombreuses *Pyuridae* ont des tubercules vibratiles de forme variable, et que des monstruosités apparaissent souvent. On pourrait considérer que pour *P. stolonifera* il s'agit d'une monstruosité fixée génétiquement ou en voie de l'être, mais il subsiste toujours des exemplaires âgés possédant des tubercules vibratiles simples.

Millar 1962 décrit chez certains exemplaires d'Afrique du Sud des spicules dans la masse viscérale et remarque à ce sujet qu'ils ne sont jamais présents dans la tunique (contrairement aux autres espèces de *Pyuridae* à spicules). Des spicules ramifiés en petit nombre ont été signalés par Michaelsen 1904 de *Cynthiopsis valdiviae*, et des spicules simples ont été vus par Drasche 1881 chez *Microcosmus herdmani*. Nous n'en avons pas observé.

Enfin Kott 1952 signale deux « formes écologiques » de *P. stolonifera* : une « forme d'estuaire » où des individus arrondis à tunique molle s'agglomèrent et une « forme de rocher » constituée par des individus isolés allongés. En réunissant ces deux formes sous le nom de *P. stolonifera*, Kott suit l'opinion de Hartmeyer et Michaelsen 1928 qui font de *P. stolonifera* espèce globuleuse à six plis et de *P. praepucialis* espèce allongée qui possède un 7e pli incomplet, deux synonymes. Compte tenu du peu de variation observé pour la branchie chez les espèces à six plis, nous pensons que l'acquisition d'un pli supplémentaire est un caractère très important.

Kott 1952 écrit que *P. stolonifera* possède six ou sept plis branchiaux sans préciser laquelle des deux « formes écologiques » possède sept plis. Par contre, elle figure les gonades gauches des deux formes.

La « forme d'estuaire » possède trois rangées de lobules, la rangée la plus dorsale étant située à l'extérieur de la boucle intestinale : ce que nous avons observé dans nos exemplaires.

La gonade gauche de la forme « de rocher » est du type habituel aux *Pyura* : deux rangées de lobules, les conduits génitaux passant entre les deux rangées.

Dans ces conditions, si la « forme d'estuaire » possède constamment six plis et celle « de rocher » sept, il faudra considérer qu'il existe deux espèces en Australie *P. stolonifera* (forme d'estuaire) et *P. praepucialis* (forme de rocher).

Pyura momus (Savigny) 1816

(fig. 33 et fig. 34)

Nous avons pu étudier deux collections d'Ascidies déterminées comme *Pyura momus*.

Source : MNHN, Paris

La première a été récoltée aux Antilles par J. M. PÉRÈS, l'autre à Hawaï par D. P. ABBOTT. Nous avons observé des différences importantes dans la morphologie de ces deux formes.

Tous les spécimens étudiés étaient en très mauvais état. Ils avaient été ouverts, et leurs branchies en grande partie arrachées. Ainsi nous n'avons

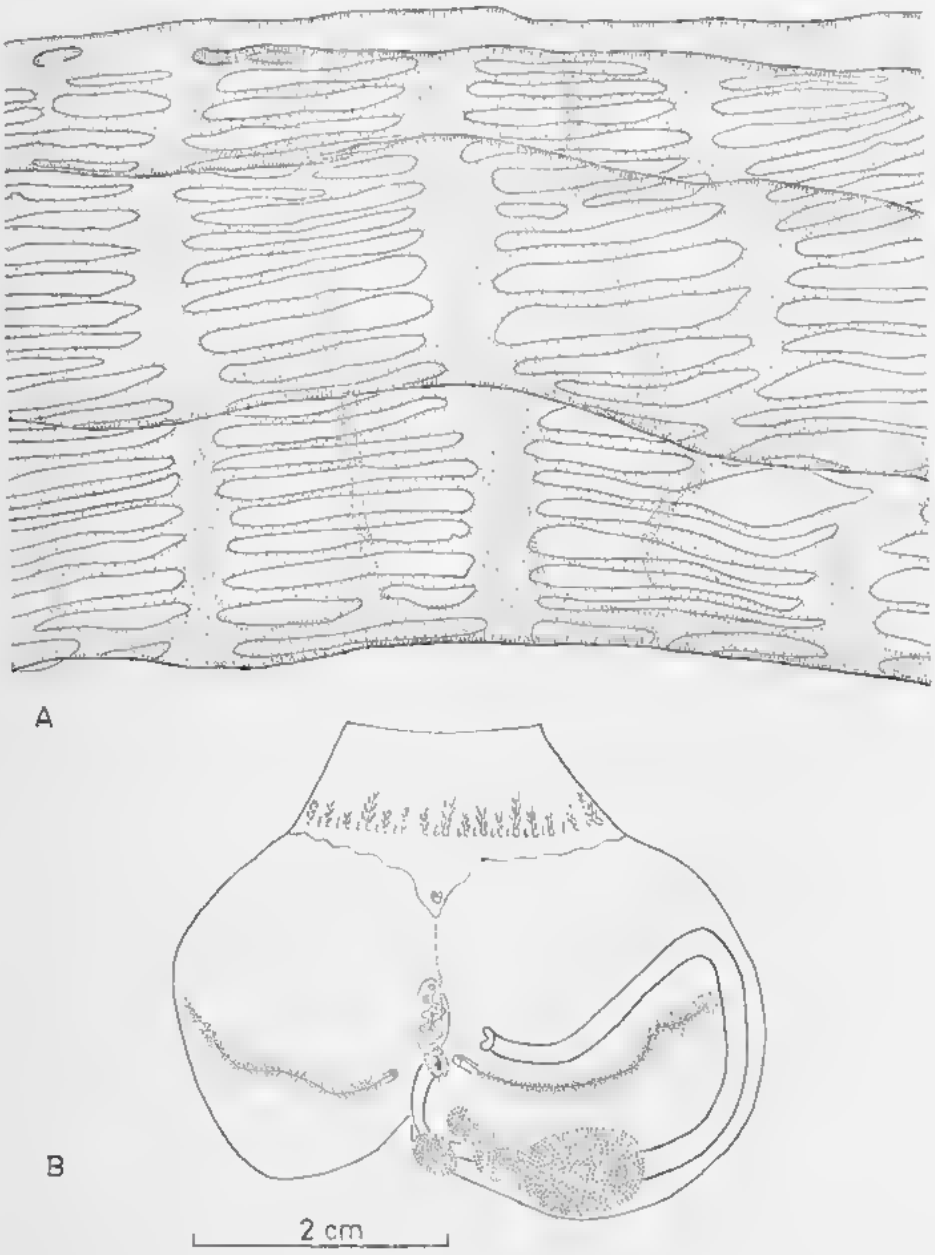

FIG. 33. — *Pyura momus*, exemplaire des Antilles : A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

jamais pu compter les plis avec certitude. Les descriptions que nous donnerons seront forcément fragmentaires. N'ayant pu examiner d'exemplaires provenant du Golfe de Suez (localité type de Savigny), ni une collection suffisamment abondante et bien conservée, nous ne pourrons trancher les problèmes de nomenclature.

Les exemplaires récoltés aux Antilles.

Les plus grands des deux spécimens mesurent 4,5 cm dans la plus grande longueur. La distance dorso-ventrale est de 3 cm et l'espace inter-siphonal mesure 2,5 cm. La tunique assez épaisse est molle et d'aspect gélatineux. Les siphons sont peu saillants. Cette espèce était fixée à des phanérogames marines.

Le manteau est mince, il laisse voir les organes par transparence, le réseau musculaire est lâche et peu puissant.

Les tentacules, une quinzaine en tout, sont irrégulièrement disposés. Les plus grands ne dépassent pas la moitié de la largeur du siphon. Ils sont très branchus, les ramifications de premier ordre sont longues, celles de second ordre digitiformes sont souvent ramifiées.

Le tubercule vibratile est petit ouvert directement vers l'avant dans une aire pérituberculaire vaste.

Le raphé est formé de languettes modérément longues et coniques.

La branchie du plus grand des deux individus possède huit plis à gauche et neuf plis à droite. On compte de quinze à dix-huit sinus par pli, et un à trois entre les plis. La hauteur d'un pli est égale aux deux tiers de la distance entre deux plis (fig. 33, A). La structure microscopique montre des sinus longitudinaux minces. Les sinus transverses sont importants et font largement saillie dans la cavité branchiale. On compte de dix à quatorze stigmates allongés et réguliers par maille entre les plis, et six à sept dans les mailles carrées situées sous les plis. Les sinus parastigmatiques, toujours bien nets, sont fréquents.

Le tube digestif (fig. 33, B) forme une boucle très ouverte. L'œsophage cylindrique est court et débouche dans un estomac très peu élargi. La glande hépatique est formée de plusieurs masses d'aspect identique. La boucle intestinale est isodiamétrique et s'étend parallèlement à la partie postérieure du corps. Il n'y a pas de rectum différencié et l'anus non lobé s'ouvre à proximité du siphon cloacal.

Les gonades sont minces et sinueuses. L'axe est formé par un long ovaire cylindrique. Des acinis testiculaires sont disposés en deux rangées de part et d'autre de la partie femelle. Chaque acini possède un spermiducte qui se jette dans le spermiducte commun qui court au milieu de la face interne de l'ovaire. La gonade gauche, un peu plus grande que la droite, est très loin d'occuper toute l'aire délimitée par la boucle intestinale.

Il existe un petit velum cloacal.

Les spicules calcaires sont peu nombreux. Nous n'en avons trouvé que dans le manteau au voisinage des gonades et du tube digestif.

Ces exemplaires montrent quelques différences avec ceux figurés et décrits par Van Name 1945 provenant de la même région. Les gonades surtout sont beaucoup moins développées dans les exemplaires examinés, mais elles sont du même type que celles figurées par l'auteur américain. Les spicules, d'après Van Name, sont nombreux dans le manteau et les gros

Source : MNHN, Paris

vaisseaux de la branchie. Il existe certainement une grande variabilité dans le nombre et la disposition des spicules dans l'espèce des Antilles.

L'exemplaire d'Hawaï m'a été confié par D. P. Abbott. Il a été récolté sur les piliers du « Territorial Fish and Game Farm » à Kaneohe Bay, Ile d'Oahu, Hawaï, par 1 m de fond dans une zone très vaseuse.

De taille plus réduite que les spécimens des Antilles il ne présente pas du tout le même aspect. Le corps globuleux est surmonté par un très gros siphon buccal.

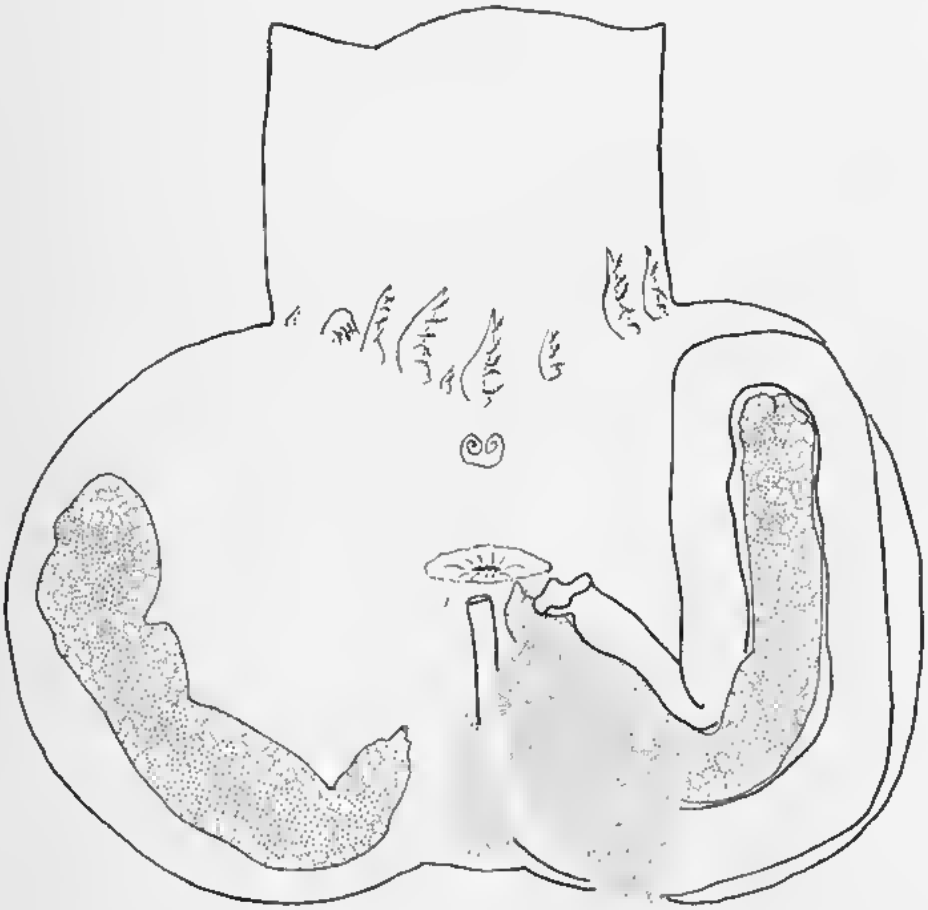

Fig. 34. — *Pyura momus*, exemplaire d'Hawaï face interne du manteau.

Le manteau est mince, les muscles abondants et puissants forment un réseau très régulier. Les organes sont visibles par transparence.

Les tentacules sont très peu nombreux (neuf) irréguliers trapus et peu branchus.

Le tubercule vibratile, de grande taille est très saillant. Il occupe la majeure partie d'une aire péritubercule réduite.

Le raphé est formé de languettes. Il est très court.

Source : MNHN, Paris

La branchie n'a pu être que très mal observée. Les plis sont plus élevés que dans l'espèce des Antilles et l'aspect de la branchie est plus massif.

Mais les différences les plus importantes entre les populations portent sur le tube digestif et les gonades.

Le tube digestif (fig. 34) forme une boucle presque fermée. L'œsophage est court et rectiligne, l'estomac élargi porte une glande hépatique formée de deux lobes bien distincts : un petit situé à droite et un plus volumineux à gauche. L'intestin longe toute la face ventrale de l'animal et ne se recourbe que très antérieurement. La branche descendante est parallèle à la branche ascendante. Le rectum, droit, s'évase en un anus sans lobes. Le rectum forme avec l'intestin un angle de 120° environ.

Les gonades (fig. 34) sont beaucoup plus massives. Les parties mâles et femelles sont intimement mêlées. Aucun spermiducte n'a pu être mis en évidence. La gonade droite est courbée en arc dans les deux tiers postérieurs de l'animal. Ses canaux très courts débouchent loin du siphon cloacal. La gonade gauche épouse la forme de l'anse intestinale, ses canaux débouchent très près du siphon cloacal.

Le velum cloacal est très développé.

Les spicules sont plus grands que ceux des spécimens des Antilles. Ils sont très abondants dans le manteau, les tentacules, le tubercule vibratile et toute la masse viscérale. Ils sont groupés par paquets dans les sinus transverses de 1er et de 2e ordre dans la branchie. Il en existe même dans les sinus longitudinaux.

L'examen de ces deux formes montre qu'il est impossible de les réunir dans l'espèce *P. momus*. L'étude que nous venons d'en faire est beaucoup trop sommaire pour pouvoir les séparer actuellement. Il sera nécessaire d'examiner en détail de nombreuses collections de *Pyura* du groupe *P. momus* en provenance de Suez (localité type de l'espèce) et de la plupart des grandes régions océaniques pour élucider ce problème systématique.

Les groupes d'espèces au sein du genre *Pyura* (1).

Nous venons d'étudier les espèces françaises du genre *Pyura* et quelques exemplaires provenant des côtes d'Afrique, des Antilles et de la côte Pacifique des U. S. A. Nous avons vu que plusieurs espèces : *P. dura*, *P. villata*, *P. stolonifera* et *P. momus*, appartiennent à des groupes d'espèces dont certains ont été élevés quelquefois au rang de genre.

Examinons la répartition géographique de ces groupes.

Le groupe *P. bouvetensis* est limité à la zone antarctique dépendant de l'Océan Atlantique.

Le groupe *P. pachydermatina* est localisé dans la zone prétropicale et tempérée du Sud de l'Océan Indien, des Iles Saint-Paul et Amsterdam à la Nouvelle-Zélande. Ce groupe ne semble pas déborder dans le Pacifique Sud. Cette zone est en effet pratiquement dépourvue de fonds rocheux littoraux et forme une excellente barrière géographique.

Le groupe d'espèces proches ou considérées comme synonymes de *P. villata* est limité à la bordure nord de la zone tropicale boréale et aux eaux tempérées chaudes.

Par contre le groupe de *P. momus* est réparti dans toutes les mers tropicales surtout dans l'océan Indien et le Pacifique. Il n'est connu en

(1) La liste des espèces faisant partie de ces groupes est donnée dans l'annexe.

Source : MNHN, Paris

Atlantique que dans les Antilles, et l'on peut se demander s'il ne s'agit pas d'une importation due au Canal de Panama. De la même façon cette espèce a traversé le canal de Sucz. Elle est maintenant abondante sur les côtes d'Israel et va très probablement se répandre en Méditerranée.

La disposition de ces groupes et leur isolement géographique relatif fait penser à une origine commune des espèces de ce groupe, une sorte d'explosion évolutive de certaines lignées dans des zones favorables.

Mais il ne faut pas oublier que ces espèces sont souvent spectaculaires (présence d'un pédoncule ou de spicules) et que par conséquent les auteurs ont tout de suite émis des hypothèses concernant leur parenté. Ces groupes cohabitent avec d'autres *Pyura*, également abondantes, et souvent ces autres espèces pourraient aussi être groupées. Par exemple presque toutes les *Pyura* de la Nouvelle-Zélande et de ses dépendances possèdent une glande hépatique formée de quatre lobes bien séparés les uns des autres. Elles ont probablement un ancêtre unique.

L'insuffisance de plus de la moitié des descriptions des espèces de *Pyura*, et surtout le manque d'homogénéité de ces descriptions (Brewin décrit et figure toujours le tube digestif, Kott ne figure pas les canaux des gonades, Sluiter figure les gonades, Herdman ne décrit ni le tube digestif ni les gonades, mais donne un schéma de la branchie) interdisent toute tentative d'étude d'ensemble du genre *Pyura*. Il semble exister des affinités entre les espèces d'une même région océanique mais il est pour l'instant impossible de les apprécier. Il sera nécessaire d'étudier un nombre considérable d'espèces, en particulier celles qui sont peu abondantes pour pouvoir se faire une idée précise de l'évolution au sein du genre *Pyura*.

3) Les autres genres de la sous-famille.

L'étude du genre *Pyura* clôt l'étude de la lignée évolutive directe que nous avons suivie depuis le genre *Heterostigma*. Nous allons maintenant étudier certains genres dérivés du genre *Pyura* ou dont l'évolution a suivi des chemins divergents.

a) Un genre régressé *BOLTENIOPSIS* Harant 1927

Ce genre fut simultanément créé en 1927 par Harant pour *Bolteniopsis prenanti* récolté à Roscoff dans la Manche et par Sluiter pour *Liouwillea culeoliformis* de la côte Atlantique du Maroc. Ces deux espèces sont synonymes.

Nous avons pu, au cours de plusieurs séjours á Roscoff nous procurer une collection trés importante d'exemplaires de cette espèce : plus de 50 individus, la plupart récoltés en plongée.

Nous proposerons la diagnose suivante :

Pyurinae de petite taille.

Branchie présentant chez l'adulte un gradient de développement antéropostérieur. Persistance de fragments de protostigmates dans la partie postérieure de la branchie.

Source : MNHN, Paris

Tube digestif simplifié, glande hépatique réduite à des papilles en bouton réparties sur l'estomac.

Les descriptions de HARANT et de SLUITER ne mettent pas l'accent sur ce que nous estimons être les caractères fondamentaux de l'espèce et du genre. Nous donnerons à notre tour une description complète de la forme de Roscoff.

L'allure de cette espèce est très particulière. Le corps est ovoïde, légèrement aplati latéralement et porté sur un pédoncule. Sa taille varie de 3 à 5 mm. Près du siphon buccal prend naissance un long pédoncule fin de 4 à 6 cm parcouru dans toute sa longueur par une expansion du manteau. A la base du pédoncule existe une sorte de crampon qui fixe solidement l'Ascidie au substrat.

La tunique est mince, et comme l'avait bien observé SLUITER, recouverte, aussi bien sur le corps que sur le pédoncule, par de fines particules sableuses. Ces particules ne sont pas attachées à la tunique par des rhizoïdes mais littéralement incrustées dans l'épaisseur du tissu.

Nos observations effectuées sur des animaux vivants récoltés en plongée avec beaucoup de précautions nous ont montré que les siphons sont énormes, contrairement à ce qui avait été figuré par HARANT et SLUITER (fig. 35, A et B). Le diamètre des deux siphons atteint la moitié de la longueur du corps, ils sont tous deux distinctement quadrilobés. Les bases des siphons buccaux et cloacaux se rejoignent sur la face dorsale.

Le manteau dépouillé de sa tunique est transparent. Il laisse distinctement apercevoir le réseau musculaire et le tube digestif qui est situé sous la branchie. Le ganglion nerveux forme une excroissance sur la face dorsale de l'animal.

Les tentacules sont en nombre variable généralement de vingt à trente, mais on peut en compter jusqu'à quarante. Ils sont disposés en deux ordres régulièrement alternés sur un bourrelet très net. Ils sont tous simples, filiformes. Leur extrémité libre se recourbe en crosse. Ceci a été observé chez tous les échantillons.

Le tubercule vibratile est situé près du ganglion nerveux. Il est toujours saillant, souvent en forme d'urne fermée. Il peut se dédoubler.

Il existe un très grand espace entre les tentacules et le début de la branchie.

Le raphé est en forme de lame. Après dissection et coloration, il nous est apparu très irrégulier et souvent interrompu, mais nous n'avons jamais observé de languettes (telles qu'elles furent décrites par HARANT) dans sa portion postérieure. Sa crête est beaucoup plus longue que sa base, il décrit ainsi des festons.

L'endostyle est normal, relativement mince.

Le sac branchial présente une structure très particulière.

SLUITER compte sur son unique individu quatre plis branchiaux.

HARANT (6 individus) en trouve deux avec quatre plis, un avec cinq plis et trois avec cinq plis à gauche et quatre à droite.

Chez tous les individus que nous avons disséqués nous avons toujours trouvé cinq plis. La formule branchiale est peu variable.

Droite	R.	1	**5-6**	2	**7**	1	**8-9**	**1-2**	**6-7**	1	**3-4**	0	E.		
Gauche	R.	1	**7**	2	**7-8**	1	**8**	**1**	**7**	1	**3**	0	E.		

Source : MNHN, Paris

Les plis sont très assymétriques. Pour un pli bien marqué, le 3e gauche par exemple, on compte cinq sinus sur la face ventrale, le sinus axial et seulement deux sinus sur la face dorsale. L'origine de l'ensemble des sinus se trouvant sur le pli est celle décrite pour les *Pyurinae* (p. 13). Les sinus qui se trouvent entre les plis peuvent provenir des plis mais leur néoformation est possible. Le plus ventral des deux sinus de l'espace compris entre les plis 1 et 2 sur les deux faces est toujours beaucoup plus long que les autres sinus situés entre les plis.

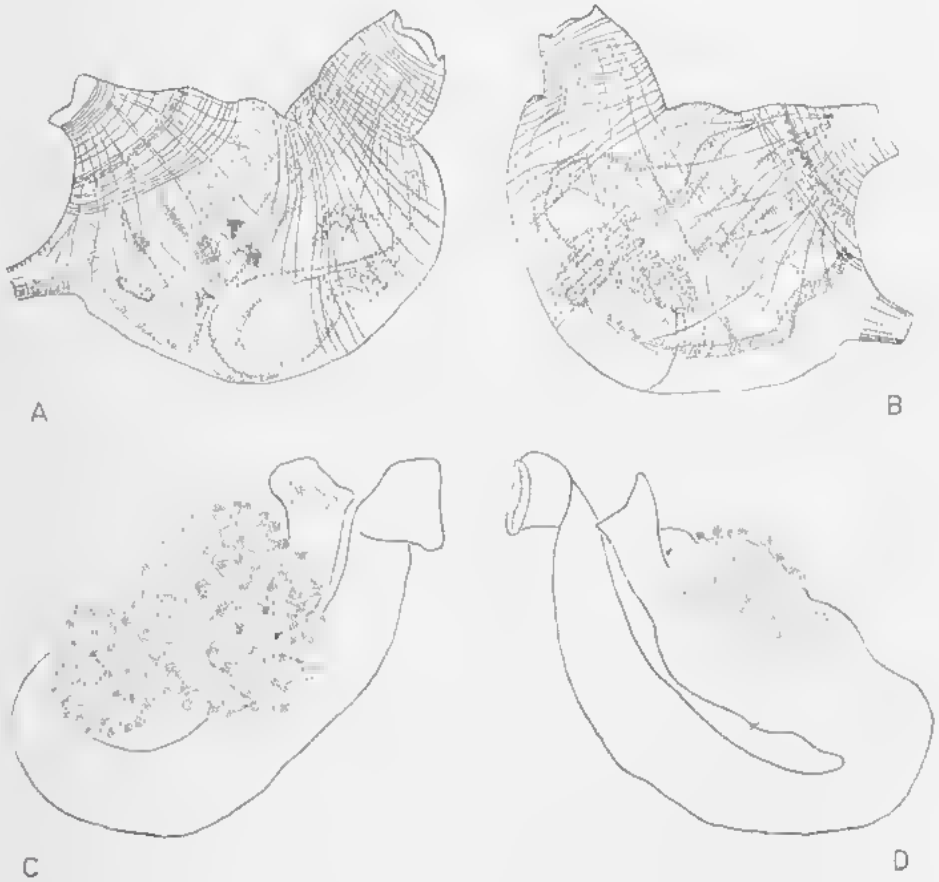

FIG. 35. — *Bolteniopsis prenanti* : A et B, vues latérales droite et gauche du manteau d'un individu jeune; C et D, tube digestif face interne et face externe.

La structure fine de la branchie (fig. 15, p. 54) montre une très grande variabilité, mais un caractère reste toujours constant : le gradient d'évolution antéro-postérieur.

La partie antérieure de la branchie est typique des *Pyurinae*. Au sommet des plis se trouve un rudiment de spirale, les stigmates sont allongés longitudinalement sur le côté des plis et entre eux. Les sinus longitudinaux sont très serrés sur les plis, et dans ces conditions, sans coloration, il n'est pas possible de discerner les spirales. La partie postérieure de la branchie est très irrégulière, les stigmates sont souvent arrondis, irrégulièrement

Source : MNHN, Paris

disposés. Dans la plupart des cas un examen attentif permet de déceler des ébauches de spirales. Tout à fait postérieurement les stigmates sont transverses, ils représentent des fragments des protostigmates.

Outre sa variabilité fondamentale considérable, la branchie de cette espèce est fréquemment monstrueuse. En particulier, la partie moyenne et postérieure se présente sous forme de lame irrégulièrement perforée par des « pseudostigmates » formés indépendamment les uns des autres. Seules, la première rangée d'infundibula et les rangées de fragments de protostigmates apparaissent normaux. L'exemplaire décrit par SLUITER présentait probablement cette anomalie. On peut observer dans de nombreux individus deux stigmates enroulés formant l'apex et l'infundibulum. Nous avions déjà observé ce phénomène chez *Microcosmus sabatieri*.

L'aspect de la branchie adulte de *Bolteniopsis* est celui d'un jeune *Microcosmus* de 2 à 4 mm (fig. 10, p. 47).

La forme et la structure du tube digestif, telles que nous les avons observées, s'écartent beaucoup de celles figurées par SLUITER et HARANT. Ces auteurs ont observé une boucle intestinale très ouverte. SLUITER précise : « la paroi de l'estomac est faiblement striée, sans former de véritables plis ». Tous les spécimens que nous avons observés présentaient la même structure.

L'œsophage court est replié sur lui-même. Il présente, sur sa face antérieure, chez la plupart des spécimens étudiés, une évagination en doigt de gant. Cette structure est peu nette. Elle ne semble pas glandulaire. L'estomac est élargi, ses faces interne et postérieure sont recouvertes de glandes hépatiques groupées en lobules formés de tubules courts dont l'extrémité aveugle est terminée par une petite boule. Cette structure stomacale est identique à celle des *Heterostigma*. L'intestin forme une boucle très fermée. Aux deux tiers postérieurs apparaît un anneau légèrement coloré en jaune ocracé. Cet anneau se rencontre fréquemment sur l'intestin des *Molgulidae*. Le rectum est très court et aplati. L'anus plat est quelquefois finement lobé.

Œsophage, estomac et intestin sont parcourus par une gouttière vibratile interne.

L'ensemble du tube digestif est pratiquement situé sous le sac branchial, mais il adhère fortement à la branchie gauche. Il apparaît beaucoup plus solidement fixé à la branchie qu'au manteau. Des brides de tissu conjonctif relient l'œsophage à l'intestin.

Les descriptions données par HARANT et SLUITER signalent la présence de deux gonades symétriques par rapport au raphé. HANANT place la gonade gauche dans l'anse intestinale; SLUITEN en dehors. Les deux auteurs sont d'accord pour remarquer l'aspect sphérique de l'organe. HARANT signale qu'elle est incluse dans le derme et que si l'on fend celui-ci, la gonade se trouve libérée.

D'après nos observations il nous a été impossible d'assigner une place précise à la gonade sur le manteau. En tout cas nous ne l'avons jamais rencontrée dans la boucle intestinale. Le plus souvent nous n'en avons trouvé qu'une sur la face droite du manteau au voisinage du siphon buccal.

La gonade se présente comme une masse presque sphérique inclue dans le manteau. Elle est entièrement recouverte d'une couche cellulaire. Les parties germinatives sont entourées par une couche résistante fibreuse dans laquelle on ne trouve que quelques noyaux. A l'intérieur de cette

Source : MNHN, Paris

masse, plusieurs lobules se serrent les uns contre les autres, ils contiennent les éléments génitaux. La gonade s'ouvre à l'intérieur de la cavité cloacale par deux conduits courts. La disposition de ces conduits est indépendante de toute orientation par rapport au siphon cloacal.

La face interne du manteau est garnie de quelques endocarpes très petits, impossibles à voir sans coloration.

La position systématique de cette espèce a posé des problèmes dès sa description. HARANT penchait pour faire de *Bolteniopsis* une *Pyuridae* à cause de la masse hépatique, du nombre de plis branchiaux et surtout du pédoncule. Il plaçait ce genre au voisinage des *Boltenitinae* au sens d'HERDMAN (soit les *Pyura* pedonculées plus *Boltenia ovifera*, *Culeolus*, *Eupera* et *Fungulus*).

SLUITER place sans hésitation l'individu qu'il a étudié dans les *Styelidae*, en invoquant les tentacules simples, les quatre plis branchiaux, la forme des gonades et du tube digestif.

Les tentacules simples se retrouvent chez bien d'autres *Pyuridae : Heterostigma*, *Cratostigma*, *Culeolus chuni*. Le nombre de plis branchiaux est supérieur à 4 dans la plupart des spécimens. La forme et la structure du tube digestif sont à notre sens très éloignées de celles des *Styelidae*. Ce sont plutôt les convergences avec les *Molgulidae* qui pourraient être discutées. Les gonades sont d'un type original chez les Ascidies.

Enfin la branchie élimine formellement la possibilité d'une parenté entre *Bolteniopsis* et les *Styelidae*.

Le *Bolteniopsis*, par bien des caractères, se rapproche des *Molgulidae*. La tunique en premier lieu, le raphé lisse, le tubercule vibratile en urne, la possibilité de posséder deux stigmates dans un infundibulum et surtout la structure du tube digestif.

Mais nous n'avons pas trouvé d'organe excréteur différencié.

Nous n'exclurons pas entièrement, pour le *Bolteniopsis*, l'hypothèse d'une *Molgulidae* très régressée. Comme dans le cas de *Boltenia transversaria* et *B. iburi*, ce n'est pas l'absence ou la présence d'un rein qui étaiera notre argumentation principale, mais la structure branchiale. Aucune *Molgulidae* connue ne présente de gradient évolutif de la branchie de règle chez *Heterostigma* et que l'on peut rencontrer chez une *Styelidae* (*Metandrocarpa protostigmatica*).

La présence, exceptionnelle ici, de deux stigmates par infundibula, semble générale chez les *Molgulidae*. C'est une possibilité chez les *Pyuridae*.

Chez la majorité des *Molgulidae* on observe une croissance des deux extrémités des deux stigmates spiralés; celles qui ne se trouvent pas sous les plis sont généralement groupées par quatre, ce que nous n'observons pas ici.

Enfin, la formation de la branchie a été étudiée par de nombreux auteurs chez les *Molgulidae*. Ils sont unanimes; ils ont observé un hexaprostigmatisme dans cette famille. Ceci paraît incompatible avec la présence de fragments de protostigmates dans la partie postérieure de la branchie de *Bolteniopsis*.

La place du *Bolteniopsis* au sein des *Pyuridae* est difficile à préciser. L'espèce présente un certain nombre de caractères primitifs : les tentacules lisses, le raphé en lame souvent discontinue et irrégulière, la structure de la glande hépatique et la présence de fragments de protostigmates dans la branchie.

Source : MNHN, Paris

Par contre, d'autres caractères peuvent être considérés comme évolués : la présence de nombreux sinus par pli, la très importante dissymétrie des plis, la possibilité de former des sinus entre les plis par néo-formation, la disparition totale du pli n° 2 qui peut être représenté par le sinus le plus ventral de l'intervalle entre les plis 1 et 2 et de son système d'infundibula, la condensation du développement dans la partie antérieure de la branchie, la position même du tube digestif contre la branchie et presque sans rapport avec le manteau, enfin les gonades sans emplacement fixe et de structure originale.

Le nombre et l'importance des caractères évolués, en particulier ceux qui portent sur la structure branchiale montrent qu'il s'agit non d'une espèce primitive, mais d'une espèce régressée.

La petite taille et l'aspect inachevé de la branchie peuvent s'expliquer par une néoténie évolutive. Par sa plasticité et la diversité de ses gonades, le genre *Pyura* nous paraît être, bien que son raphé soit lisse, le genre évolué dont les *Bolteniopsis* pourraient dériver.

b) Un genre plus évolué : *HALOCYNTHIA* Verrill 1879 (nomina conservanda)

Peu de genres ont vu leur sens varier autant que le genre *Halocynthia*. Créé à l'origine par Verrill pour remplacer le genre *Cynthia* (sensu Savigny) préoccupé, il contenait, au sens de cet auteur, les genres actuels : *Pyura*, *Boltenia*, *Halocynthia*, *Styela* et *Polycarpa*. De 1900 à 1912, il fut sporadiquement utilisé par des auteurs européens dans le sens de *Pyura* plus *Halocynthia*. Lorsque Hunstman en 1911 redistribua les genres de *Pyuridae*, il n'utilisa pas le nom d'*Halocynthia* mais celui de *Tethyum* pour désigner les espèces qui présentaient des gonades du même type que celles de l'*Ascidia papillosa* de Linné. Le terme de *Tethyum* étant lui-aussi préoccupé, un usage s'est établi pour utiliser le terme *Halocynthia* de Verrill au sens de *Tethyum* de Hunstman.

C'est dans un sens très proche de celui de Hunstman que nous l'utiliserons.

Nous en proposerons la diagnose suivante :

Pyurinae de taille moyenne ou grande, à tunique mince et ornementée. Branchie pourvue d'au moins six plis de chaque côté, ne présentant pas chez l'adulte de gradient d'évolution antéro-postérieur. Infundibulum primaire divisé en nombreux infundibula secondaires. Faces antérieures et postérieures des infundibula soudées aux parois transverses de divers ordres au moins jusqu'au niveau de la dernière division des infundibula. Raphé découpé en languettes. Souvent une deuxième série de languettes apparaît à droite de la première.

Gonades formées d'un ou de plusieurs ovaires tubulaires, reliés les uns aux autres dans la partie ventrale. Partie mâle située autour des ovaires. Gonade gauche à cheval sur la branche descendante du tube digestif.

Estomac en deux parties : la partie antérieure rayée ou plissée, la partie postérieure recouverte d'une masse hépatique différenciée.

Les limites de ce genre sont difficiles à préciser en particulier celles communes avec le genre *Pyura*.

Source : MNHN, Paris

La diversité du genre est peu considérable, seul le nombre des gonades et des plis branchiaux est variable. La majorité des espèces vit dans la partie ouest du Pacifique boréal, c'est-à-dire dans la région japonaise. Deux espèces vivent dans l'arctique, et une en Méditerranée.

Des formes aberrantes et atypiques se rencontrent en Afrique du Sud, en Australie et en mer Rouge.

Nous avons pu étudier trois espèces de ce groupe.

Halocynthia papillosa (Linné) 1767
L'espèce méditerranéenne, type du genre
(fig. 36)

Cette espèce, la plus spectaculaire des Ascidies de France, est présentée dans tous les aquariums méditerranéens. Nous l'avons récoltée en grande abondance à Banyuls-sur-Mer et en Italie.

Le corps, dressé sur son support, est allongé, cylindrique. Il peut atteindre 12 cm de long sur 3 à 4 cm de diamètre. Le siphon buccal cylindrique, présente en aquarium et en contraction une ouverture cruciforme. En place, en milieu rocheux, le siphon buccal est extraordinairement évasé et le diamètre de l'ouverture peut atteindre le double de celui de sa base. Le siphon cloacal long de 1 à 2 cm est implanté perpendiculairement à l'axe du corps, son ouverture est bilabiée et souvent dirigée vers l'arrière. L'animal est très fortement ancré au substrat par des rhizoïdes longs et trapus.

L'ensemble du corps, y compris les rhizoïdes, est entièrement recouvert de petites épines lisses en forme de clou qui deviennent plus longues et plus serrées au niveau des siphons. Sur la marge des siphons se trouve une rangée d'épines longues (1 à 3 mm) finement échinulées. La partie antérieure du corps est toujours nue, la base et les rhizoïdes sont quelquefois recouverts d'épibiotes [tubes de *Salmacina* (Polychètes) et de Bryozoaires].

La tunique est vivement colorée. La couleur fondamentale est jaune clair. Dans la partie postérieure du corps et sur les rhizoïdes, les épines normalement transparentes acquièrent une coloration brunâtre. Sur les portions moyennes et antérieures du corps, la face exposée à la lumière est vivement colorée en rouge vermillon.

La tunique est mince, moins d'un millimètre, mais très résistante.

Le manteau est lui aussi mince, transparent et laisse voir le tube digestif, les gonades et même les plis branchiaux. La musculature est très faiblement développée.

Les tentacules, falciformes (vingt à vingt-huit, souvent vingt-quatre) sont de deux ordres. Ils portent sur leur face antérieure une vingtaine de ramifications courtes. Les ramifications de second ordre sont rares et très courtes.

Le tubercule vibratile, en hauteur, saillant, s'ouvre généralement vers l'avant.

Le raphé est constitué par deux séries de languettes d'aspect semblable mais d'origine très différente. La rangée de gauche correspond au raphé du g. *Pyura* : elle se dresse au contact de la bande médio-dorsale imperforée et de la lame branchiale gauche. La rangée de droite, elle, se situe au contact de cette bande imperforée et de la branchie gauche. Elle est constituée par la prolongation en languettes de tous les sinus transverses de la branchie gauche. Ce double raphé est une caractéristique du genre *Halocynthia*.

Source : MNHN, Paris

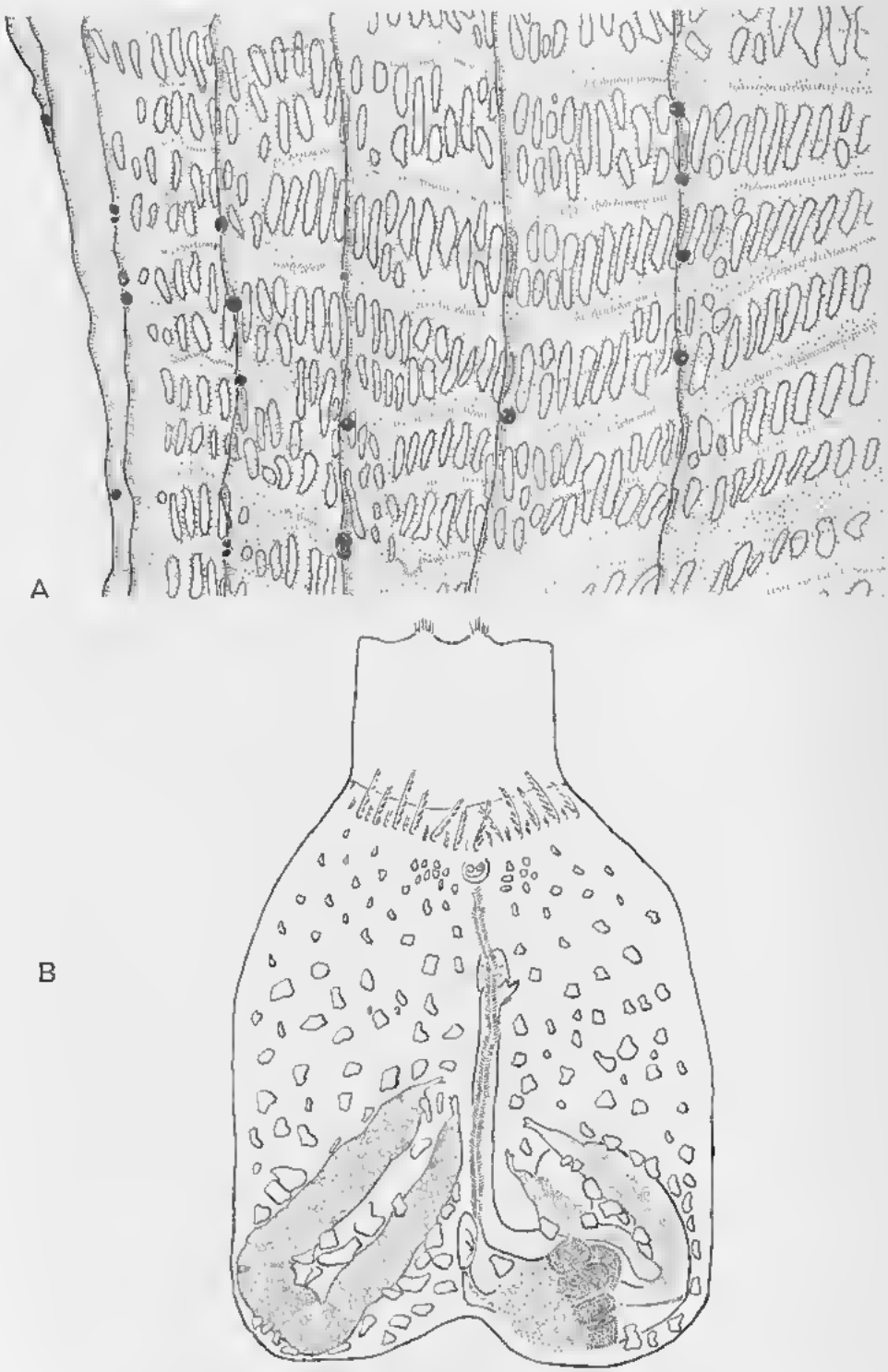

FIG. 36. — *Halocynthia papillosa:* A, sommet d'un pli (les taches noires représentent des protozoaires fixés sur la branchie); B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

L'endostyle est contourné dans sa partie antérieure.

La branchie (fig. 36, A), mince et transparente, est composée de huit plis de chaque côté. Ce nombre est variable et des plis supplémentaires incomplets existent chez les individus âgés. Les plis se recouvrent les uns les autres et diminuent de hauteur du raphé à l'endostyle. On compte vingt à trente sinus par pli et deux à trois entre les plis. Les stigmates sont allongés et régulièrement recoupés par des sinus parastigmatiques dans la partie située entre les plis. Sur les plis, ils sont courts et irrégulièrement recoupés.

Le tube digestif (fig. 36, B) forme une double boucle très marquée. L'œsophage court est coudé à angle droit. Il débouche dans un estomac bien marqué dont la partie antérieure est parcourue de fines rides. La partie postérieure est recouverte par une glande hépatique bien différenciée. L'intestin, isodiamétrique, décrit une boucle accentuée et pratiquement fermée dans le tiers postérieur de la cavité atriale. Le rectum long est soudé au raphé. L'anus bilobé est quelquefois denticulé.

Les gonades en forme de U se dirigent obliquement vers le siphon cloacal. La partie femelle forme un long boudin; la partie mâle se trouve dispersée sur les bords et surtout au point de soudure entre les deux ovaires. Aucun spermiducte n'est visible. La gonade gauche, sensiblement plus petite que la droite, est disposée à cheval sur la branche descendante de l'anse intestinale. Chez certains individus âgés, la partie mâle a tendance à s'étaler sur le tube digestif.

La face interne du manteau est couverte d'endocarpes.

Il existe un velum buccal et un velum cloacal.

Distribution: Cette espèce est très abondante dans les enrochements littoraux, le coralligène et les herbiers de Posidonies sur toutes les côtes de la Méditerranée occidentale. Elle est connue des côtes de l'Adriatique. Nous l'avons trouvée en abondance sur la côte est de Sicile. Elle est signalée sur la côte israélienne (PÉRÈS). HARANT et VERNIÈRES 1933, dans la Faune de France, affirment qu'elle existe çà et là sur la côte atlantique française. Elle a été signalée à Roscoff par PRENANT, mais il s'agissait, selon lui, d'un flacon sans étiquette de la collection du laboratoire; cet exemplaire provenait peut-être des collections faites à Banyuls-sur-Mer par LACAZE-DUTHIERS.

Halocynthia aurantium (Pallas) 1787
(fig. 37 et 38).

Nous avons étudié cette espèce sur des spécimens provenant du Puget-Sound, État de Washington, U.S.A.

Le plus grand exemplaire (fig. 37) mesure 6 cm de long sur 2 de diamètre. La tunique mince, très résistante, est entièrement recouverte d'épines. Dans la partie moyenne du corps, les épines, portées chacune par une petite embase circulaire, sont courtes et non ramifiées. On observe quelques épines plus petites autour des grandes. Dans la zone des siphons chaque épine normale est entourée d'un cercle de toutes petites. Sur la marge des siphons, les épines sont plus longues, plus serrées, et légèrement barbelées. Elles se disposent en plusieurs rangées contrairement à la disposition décrite chez *H. papillosa.*

Les siphons sont saillants et dressés.

Le manteau mince, laisse voir un réseau musculaire dense et régulier.

Source : MNHN, Paris

Les tentacules sont peu nombreux dix à quatorze de trois ordres, grands, falciformes, régulièrement ramifiés.

Le tubercule vibratile forme un bouton très saillant et s'ouvre vers l'avant. Il est situé sur la partie droite de l'aire péritubercul aire.

L'endostyle est sinueux et très glandulaire surtout dans sa partie antérieure.

Le raphé est formé, à gauche, d'une rangée de languettes arrondies et pointues de deux tailles régulièrement alternées et, à droite, de languettes prolongeant les sinus transverses interstigmatiques et parfois les sinus parastigmatiques chez les plus grands individus. Il s'arrête brusquement avant l'entrée de l'œsophage.

L'entrée de l'œsophage est entourée par une lame continue raccordée à l'endostyle et qui n'entre pas en rapport avec le raphé.

Le nombre de plis branchiaux est variable; au moins huit ou neuf.

Chez le plus grand individu nous avons observé :

— à droite : neuf plis, le huitième étant réduit dans sa portion moyenne, le pli n° 9 est élevé dans la partie postérieure, diminue dans la partie moyenne, et disparaît antérieurement. L'ébauche d'un dixième pli apparaît tout près de l'entrée de l'œsophage.

— à gauche : neuf plis, le neuvième étant souvent réduit à un sinus dans la partie moyenne.

La présence de plis incomplets, plus développés dans la partie postérieure du corps que dans la partie moyenne, est exactement à l'opposé de tout ce que nous avions observé dans les genres *Microcosmus* et *Pyura*.

On compte douze à quinze sinus par pli et deux à six entre eux. Les plis sont assez hauts et se recouvrent partiellement les uns les autres.

La structure fine de la branchie (fig. 37, A) est très régulière : six à huit stigmates allongés par maille recoupés par des sinus parastigmatiques. Dans les exemplaires que nous avons observés, qui n'ont pas atteint leur taille maximale, la croissance intercalaire de la branchie est considérable.

Le tube digestif (fig. 37, B) forme une anse double fortement arquée. L'œsophage est grêle et coudé, il débouche dans un estomac élargi, d'abord irrégulièrement plissé et recouvert dans la partie postérieure d'une masse hépatique différenciée. L'intestin est gros et contourné dans le tiers postérieur du corps. L'intestin passe insensiblement à un rectum très long dirigé vers l'avant sous le raphé. L'anus est côtelé.

Nous avons observé trois ovaires de chaque côté du corps, réunis par leurs parties postérieures. Les ovaires gauches sont disposés à cheval sur le tube digestif.

Les testicules sont formés par de toutes petites glandes sphériques dispersées autour des ovaires. Chaque acini possède un spermiducte. Les canaux des acinis se groupent et s'anastomosent avant de se jeter dans le spermiducte commun qui court à la surface interne de l'ovaire (fig. 38). La partie mâle de la gonade droite est peu développée, celle de la gonade gauche occupe tout l'espace situé dans l'anse intestinale et recouvre toute la face interne de l'intestin.

Les endocarpes sont assez dispersés. Ils sont plus nombreux à droite qu'à gauche.

Source : MNHN, Paris

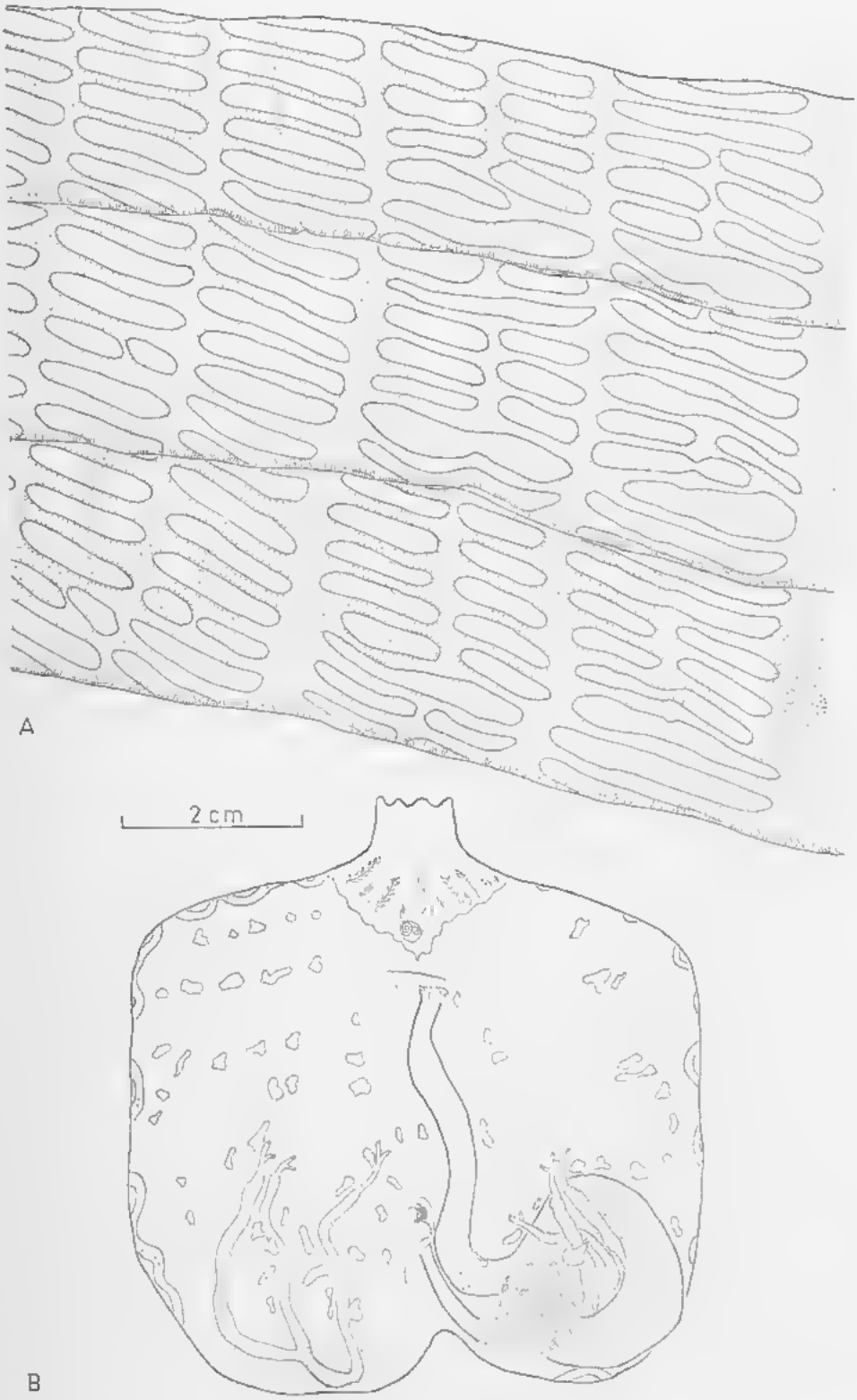

FIG. 37. — *Halocynthia aurantium:* A, détail de la branchie; B, face interne du manteau.

Source : MNHN, Paris

Répartition :

La répartition géographique de cette espèce a été discutée à plusieurs reprises. Elle est exclusivement pacifique. Il existe dans l'Atlantique une espèce voisine, *H. pyriformis* (Rathke) 1806, beaucoup plus trapue, qui possède cinq à huit ovaires de chaque côté.

La dispersion de *H. aurantium* est précisée dans les travaux de Hartmeyer 1923, Van Name 1945 et Tokioka 1964.

Fig. 38. — *Halocynthia aurantium:* détail de la gonade droite. (A.t. : acinis testiculaires; O.t. : ovaire tubulaire; Sp. : spermiducte; Sp.g. : spermiducte général.)

Halocynthia hilgendorfi (Traustedt) 1885 var. *igaboga* Oka 1906 (1)
(fig. 39)

Nous avons étudié cette espèce sur un échantillon provenant de la côte Pacifique des U.S.A.

L'unique spécimen, fixé en état de semi-contraction mesure 6 cm sur 5. De forme presque sphérique, il était fortement fixé au substrat par sa face ventrale. Les siphons de cette espèce ne sont pas saillants.

Le corps est couvert de très longues épines (1 à 1,5 cm) trapues et barbelées. Les épines sont plus petites au niveau des siphons. L'aspect du corps est celui d'une chataigne. La tunique est très épaisse 2 à 3 mm, dure et très résistante.

(1) Cette espèce est souvent décrite sous le nom de *Halocynthia igaboga*. Pour cette espèce, en l'absence de topotype d'*Halocynthia hilgendorfi* en provenance du Japon, nous avons suivi la nomenclature donnée par Tokioka 1964.

Source : MNHN, Paris

Le manteau est transparent mais son épaisseur atteint 1 mm. Le réseau de muscles est puissant et régulier.

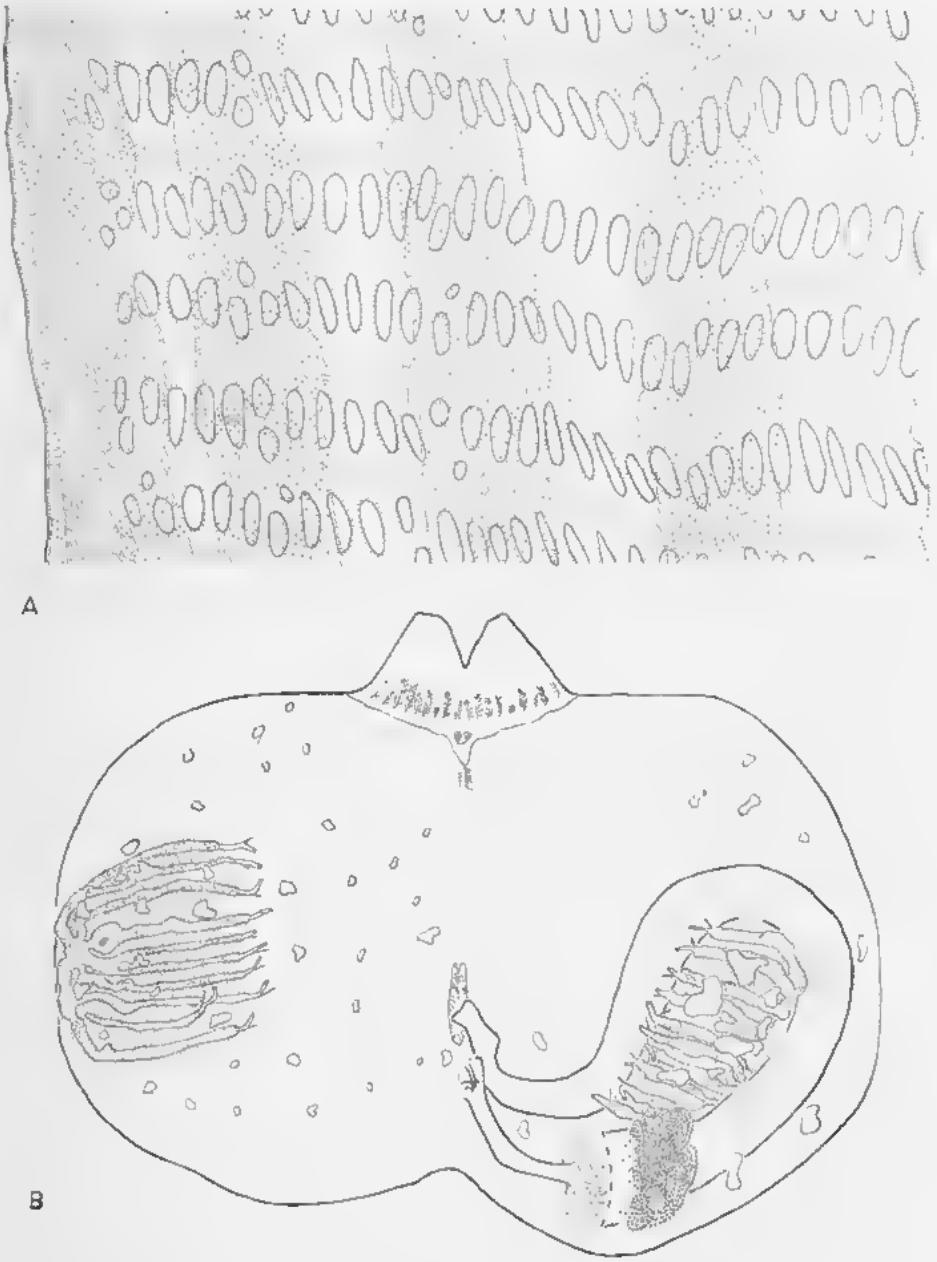

Fig. 39. — *Halocynthia hilgendorfi igaboga*: A, sommet d'un pli; B, face interne du manteau.

Les tentacules sont nombreux (une quarantaine de trois ordres) très branchus, de tout petits s'intercalent entre eux. La distance entre les tentacules et le sillon péricoronal particulièrement net est égale aux deux tiers de la longueur des plus grands tentacules.

Source : MNHN, Paris

Le tubercule vibratile est très saillant. Les parties droite et gauche s'enroulent sur des cônes divergents. L'aire péritubereulaire est lisse et importante. Le raphé est formé d'une double série de languettes. La branchie apparaît épaisse et très régulière (fig. 39, A). Neuf plis à gauche, huit plis complets, un pli incomplet à droite. On compte dix-neuf à vingt-cinq sinus par pli et deux à trois entre les plis. Les plis se recouvrent largement les uns les autres.

Un examen plus attentif de la branchie nous a montré deux particularités :

— En face du siphon cloacal existe dans l'individu examiné une fente oblique qui part du raphé et coupe le pli n° 1 gauche. Cette boutonnière est bordée d'une lame imperforée.

Nous n'avons jamais trouvé dans la littérature d'allusion à une semblable formation chez les Stolidobranchiates. Seule *Ascidia mentula* possède une communication d'aspect semblable entre la cavité buccale et la cavité cloacale.

— L'aspect épais de la branchie est dû à la structure particulière des sinus longitudinaux. Ceux-ci apparaissent gonflés et creux. Ils ne sont pas surmontés d'une lame glandulaire à l'exception du sinus axial des plis.

Les stigmates sont petits, arrondis, on en compte sept à douze par maille sur les plis. Les sinus parastigmatiques sont très rares.

Le tube digestif (fig. 39, B) forme une anse large située dans la moitié postérieure du manteau. L'œsophage grêle est courbé en arc. Il débouche dans un estomac en forme de tonneau. La bordure antérieure de l'estomac est plissée, la partie moyenne est lisse, une glande hépatique différenciée recouvre la partie postérieure. L'intestin se rétrécit dans sa partie postérieure, le rectum court, s'ouvre par un anus non lobé.

Nous avons observé (fig. 39, B) dix ovaires de chaque côté réunis par leur partie distale. Les gonades droites sont situées verticalement au milieu du manteau. Les ovaires gauches sont inclus dans la boucle intestinale, seules les papilles génitales se trouvent disposées sur l'anse terminale de l'intestin. Les lobules mâles sont étalés entre les ovaires, à gauche ils débordent un peu sur l'anse intestinale.

La face interne du manteau porte quelques endocarpes.

Les autres espèces d'*Halocynthia*, limites et affinités du genre.

Le genre ne compte que peu d'espèces, connues pour la plupart des côtes japonaises (six espèces, plus cinq variétés, sur onze espèces). Une espèce vit en Méditerranée (*H. papillosa*), une dans l'Atlantique arctique (*H. pyriformis*), une dans le Pacifique arctique (*H. aurantium*), une espèce et une variété en Australie (*H. hispida*), une en mer Rouge (*H. spinosa*) et une en Afrique du Sud (*H. spinosa defectiva*).

Un problème de nomenclature se pose à propos d'*Halocynthia spinosa*. Cette espèce fut décrite par Sluiter en 1905. Or aucun des caractères donnés par cet auteur ne permet de penser que l'animal examiné puisse appartenir au genre *Halocynthia* au sens actuel. Il ne donne de précisions sur aucun des trois caractères fondamentaux du genre : le double raphé, la division de la glande hépatique en deux parties et il décrit les gonades comme « une masse lobée ».

Cependant sur la forme externe de l'espèce de Sluiter, Michaelsen en 1919 décrit en détail une véritable *Halocynthia* possédant deux ovaires

Source : MNHN, Paris

tubulaires de chaque côté; il rapporte cette espèce à l'*H. spinosa* de SLUITER. Il serait très étonnant qu'un ascidiologue averti comme l'était SLUITER n'ait pas signalé une gonade aussi particulière.

Nous considérons donc que *H. spinosa* Sluiter 1905 est en réalité une *Pyura* : *P. spinosa*. Dans ce cas *H. spinosa*, Michaelsen 1919, non Sluiter 1905, doit recevoir un nouveau nom, nous proposons *H. arabica*, nom nouveau.

En conséquence, *H. spinosa defectiva* Millar 1962 doit porter le nom d'*H. arabica defectiva*, combinaison nouvelle.

Le genre se présente sous une forme très homogène. La quasi-totalité des espèces présente des ornementations en épines souvent barbelées ou ramifiées *(H. cactus)*.

La masse hépatique est toujours divisée en deux parties, ce qui représente un caractère évolué.

Une des anomalies les plus fréquentes consiste en la perte des gonades droites. Ce caractère a été signalé pour des exemplaires isolés de *H. pyriformis* par VAN NAME 1921 et 1945 et pour *H. arabica* par MICHAELSEN 1918. Deux populations semblent avoir fixé cette anomalie : *H. simaensis* au Japon qui possède neuf ovaires à gauche et *H. arabica defectiva* en Afrique du Sud avec deux ovaires à gauche.

H. igaguri pose le problème des rapports entre les genres *Pyura* et *Halocynthia*. Cette espèce de petite taille (1,2 cm) du Japon ne possède qu'une seule gonade de chaque côté. La gonade gauche est située dans l'anse intestinale, elle est courbée en S, ses gonoductes s'ouvrent au milieu de la branche descendante de l'intestin. Tous les autres caractères de cette espèce : tube digestif, épines, etc., sont ceux d'une *Halocynthia* typique. On pourrait considérer cette espèce comme un terme de passage possible entre *Pyura* et *Halocynthia*.

Par rapport aux *Pyura*, les *Halocynthia* apparaissent comme plus évoluées. Les ornementations de la tunique, la structure complexe du tube digestif, la formation d'un double raphé sont en effet des caractères plus évolués que les structures correspondantes des *Pyura*.

c) LE GENRE *BATHYPERA* MICHAELSEN 1904

Ce genre groupe trois espèces de grands fonds. Défini par HARTMEYER 1901 pour trois exemplaires en mauvais état, il a été retrouvé par RITTER 1907 sur les côtes de Californie, puis par HARTMEYER 1911, SLUITER 1912, HERDMAN 1923, KOTT 1954 et VINOGRADOVA 1962 dans diverses localités antarctiques.

La diagnose donnée par MICHAELSEN est peu précise, nous proposons la diagnose suivante :

Corps sessile ou légèrement pédonculé, globuleux, siphons peu lobés.
Tunique épaisse, résistante, couverte d'épines composées qui contiennent parfois des spicules calcaires.
Tentacules ramifiés.
Branchie pourvue d'au moins six plis branchiaux. Sinus longitudinaux présents. Les stigmates peuvent être ronds, longitudinaux, ou former de petites spirales en dehors de l'axe des plis (1).

(1) Aucun auteur ayant examiné les espèces de ce genre n'a étudié la disposition des spirales sous l'axe des plis.

Source : MNHN, Paris

Raphé en lame membraneuse dont le bord libre est découpé en languettes.
Estomac irrégulièrement plissé.
Gonades : une de chaque côté, la gauche dans l'anse intestinale.

Remarques sur la structure des organes.

Un des aspects les plus caractéristiques de ce genre est la présence d'épines sur la tunique. Ces épines sont alignées chez *B. ovoida* et chez certains spécimens de *B. splendens* (Herdman 1923). Leur forme est symétrique chez *B. ovoida*, irrégulière pour *B. splendens*, assymétrique et formée d'une épine principale légèrement courbée portant sur une de ses faces une touffe d'épines secondaires chez *B. hastaefera*. Certaines épines figurées par Herdman 1923 ont la même allure que celle de *B. hastaefera*. Ces épines tunicales contiennent de très petits spicules calcaires qui ont été observés par Hendman et Van Name 1945. Il est probable que les autres auteurs, et en particulier Sluiter, n'ont eu à leur disposition que du matériel fixé au formol non neutralisé, et que les spicules ont été dissous.

Le raphé a une structure particulière : une lame membraneuse dont le bord libre est couvert de languettes. Herdman 1933 signale que ces languettes sont quelquefois bifurquées. Ceci est un caractère unique chez les *Pyuridae*.

B. splendens et *B. hastaefera* possèdent six plis branchiaux constitués de douze à vingt sinus longitudinaux (neuf à vingt pour *B. hastaefera*) et cinq à six sinus entre deux plis. *B. ovoida* possède huit plis élevés plus un pli réduit au voisinage de l'endostyle.

La structure branchiale a été figurée à plusieurs reprises. Michaelsen 1904 insiste sur la présence d'un fin réseau de sinus transverses disposés irrégulièrement. Herdman 1933 figure soigneusement l'espace entre deux plis (nous avons reproduit cette figure : fig. 16).

Le réseau des sinus transverses ressemble à celui que l'on trouve chez les *Molgulidae*. Les stigmates sont généralement longitudinaux mais ils peuvent se grouper en spirales en n'importe quel point de la branchie. Les relations entre sinus longitudinaux et stigmates n'apparaissent plus.

Nous avions déjà observé la formation de spirales semblables chez certaines *Heterostigma* et chez *Cralostigma singularis*.

Le fragment de branchie figuré par Vinogradova 1962 ne montre que des stigmates longitudinaux. *B. ovoida* (Van Name 1945), ne possède que des stigmates très courts, mais chez certains exemplaires, ils sont plus longs et courbés en arc.

La structure du tube digestif, avec un estomac irrégulièrement plissé, est commune aux trois espèces ainsi que la disposition des gonades : un ovaire central en boudin est entouré de deux rangées d'acini testiculaires.

Michaelsen 1904, Ritter 1907 et Herdman 1923, classaient ce genre parmi les *Molgulidae*. Le premier auteur rapprochait les *Bathypera* du genre *Ascopera* la principale différence entre les deux genres aurait été le raphé lisse chez *Ascopera*. L'absence de l'organe rénal fut attribuée au mauvais état du matériel.

C'est en raison des caractères de la branchie, et malgré « the unusual position » de la gonade gauche, que Herdman rapporte le genre au *Molgulidae*.

Van Name 1945 en fait une *Pyuridae* : « The large renal sac characteristic has apparently not been demonstrated in it ».

Source : MNHN, Paris

Tout au long de cette étude nous avons vu que la disposition en spirales généralement formées par un seul stigmate est un des caractères fondamentaux de la branchie des *Pyuridae*. La formation de ces spirales peut être indépendante des sinus longitudinaux. De plus aucun genre de *Molgulidae* ne possède de spicules calcaires alors que de nombreuses *Pyuridae* en sont pourvues.

Nous considérerons donc ce genre comme faisant naturellement partie des *Pyuridae*. Il serait néanmoins intéressant d'étudier la disposition exacte des stigmates sous l'axe des plis.

d) Les genres *CULEOLUS* Herdman 1881, *FUNGULUS* Herdman 1881 et *EUPERA* Michaelsen 1904

Ces trois genres présentent plusieurs caractéristiques communes. Tous trois sont pédonculés et toutes les espèces, sauf une, vivent à grande profondeur. La branchie est pourvue de plis longitudinaux. Un réseau régulier de sinus longitudinaux et transverses existe mais la lame fondamentale de la branchie a totalement disparu.

L'un de ces genres : *Culeolus*, possède de nombreuses espèces réparties dans toutes les mers du globe, une vingtaine en tout.

La forme externe varie peu. Toutes les espèces, sauf *C. littoralis* ont un long pédoncule attaché à la partie antérieure du corps. Le pédoncule de *C. inversus* est postérieur. La tunique est ornementée d'écailles, de côtes et d'épines; leur disposition est constante pour une espèce donnée et possède ainsi une grande valeur systématique.

La majorité des espèces possède six plis, sauf *C. sluiteri* qui n'en a que cinq et *C. gigas* qui en possède sept.

Les tentacules sont composés.

Le raphé est formé d'une succession de lauguettes aplaties transversalement.

La majorité des espèces possède des spicules calcaires dans tous les organes, et en particulier dans la branchie (les spicules de *C. pyramidalis* ne sont pas calcaires et *C. sluiteri* n'en possède pas du tout).

Par contre, la structure du tube digestif et des gonades montre une très grande diversité.

L'estomac peut être recouvert d'un foie typique en papilles, d'un foie formé de deux parties ou régulièrement rayé comme celui des *Styelidae* (*C. pyramidalis*).

Dans un certain nombre d'espèces, les gonades sont formées d'un ovaire central entouré de lobes testiculaires. La gonade gauche est située dans l'anse intestinale. *C. herdmani* a une gonade dont la partie apicale ramifiée est uniquement constituée par des testicules. Cette portion de la gonade est repliée le long d'un ovaire en forme de boudin. *C. vannamei* nom nouveau (1) possède deux gonades de chaque côté constituées par une série de lobules hermaphrodites qui possèdent chacun une paire de conduits évacuateurs. *C. littoralis*, espèce littorale, dépourvue de pédoncule, a des gonades massives. L'ovaire est formé de plusieurs masses reliées entre elles

(1) *Culeolus vannamei* est un nouveau nom pour *Culeolus herdmani* Van Name 1918 non Sluiter 1904.

Source : MNHN, Paris

par un oviducte ramifié, qui s'ouvre par une papille près du siphon cloacal. Les testicules sont répartis autour des lobules ovariens et au-dessus d'eux. Ils s'ouvrent indépendamment les uns des autres par des papilles, directement dans la cavité cloacale.

Le genre *Eupera* Michaelsen 1904 fut institué pour un exemplaire qui possédait deux caractères différents de ceux du genre *Culeolus* : une tunique molle, envahie par des spicules calcaires et des tentacules simples.

La présence de tentacules composés dans le genre *Culeolus* ne peut être considérée comme un caractère générique valable. La diversité des *Culeolus* est très grande et nous savons qu'il peut exister des tentacules simples chez d'autres *Pyuridae*. Donc si l'on rencontre des animaux en tous points semblables aux *Culeolus*, mais avec des tentacules simples (cas du g. *Eupera*), ils ne pourront constituer un genre isolé.

Le problème se pose d'une manière différente pour le genre *Fungulus* Herdman 1880-81.

Deux espèces ont été décrites *F. cinereus* et *F. antarcticas*.

Ces deux espèces ont en commun :

L'aspect général du corps, ovoïde à tunique mince et résistante, non ornementée, portée par un très court et très large pédoncule.

Un raphé lisse et des tentacules composés.

Un estomac rayé.

Une gonade de chaque côté, la gauche au-dessus de l'anse intestinale.

Les deux espèces sont dépourvues de spicules.

Le nombre de plis branchiaux est défini pour *F. cinereus* par l'expression « numerous » et pour *F. antarcticus* par « few ». La structure fine de la branchie est analogue à celle du genre *Culeolus*.

Pour ces deux espèces, toutes deux antarctiques, nous maintiendrons provisoirement le genre *Fungulus*, les éléments d'appréciation que nous possédons n'étant pas suffisants.

Nous sommes obligé d'étendre la diagnose du genre *Culeolus* (Herdman 1881-82) pour y faire entrer d'autres espèces.

Notre diagnose sera la suivante :

Corps pédonculé ou sessile.
Tunique fine, membraneuse ornementée d'épines et de papilles.
Branchie possédant des plis méridiens de chaque côté, constituée par des sinus transverses et longitudinaux anastomosés et généralement renforcés par des spicules. Lame fondamentale et stigmates ciliés absents.
Tentacules simples ou branchus.
Raphé en languettes.
Tube digestif sur la face gauche du manteau.
Gonades des deux côtés du corps.

Structure branchiale et position systématique du genre Culeolus

La figure 40 représente un pli branchial et l'espace situé entre deux plis dans l'espèce *Culeolus wiwyllethompsoni* d'après Herdman 1882.

Plusieurs points sont à remarquer.

— Les sinus transverses sont de plusieurs ordres et régulièrement disposés.

Source : MNHN, Paris

— Les sinus longitudinaux sont situés dans un plan différent de celui des sinus transverses. Ceci est plus net encore dans les figures de divers auteurs.

— Chez d'autres espèces de *Culeolus*, par exemple *C. littoralis*, il existe de petits sinus longitudinaux qui relient deux sinus transverses successifs.

— La ciliation de la branchie est tout à fait spéciale. Les cils sont présents sur les faces latérales des sinus longitudinaux seulement.

FIG. 40. — *Culeolus wiwyllethompsoni* : détail de la branchie (d'après HERDMAN 1882).

— Les plis branchiaux sont assymétriques. Leur face dorsale est plus courte que la face ventrale.

— Enfin dans la plupart des espèces connues le pli n° 2 comporte moins de sinus que les plis n° 1 et n° 3. Chez *C. sluiteri* qui n'a que cinq plis, le pli n° 2 a cinq à neuf sinus mais le pli n° 1 dix à treize et le pli n° 3 quatorze à quinze.

Plusieurs explications de cette structure peuvent être envisagées. Les premiers stades de formation de la branchie et le développement sont inconnus. Le mode de multiplication des sinus n'a jamais été étudié. Aucune figure ne montre de sinus incomplets. Nous en sommes donc réduit à des hypothèses.

DAMAS estimait que la branchie de *Culeolus* était uniquement formée de protostigmates indivis en nombre considérable. Nous ne pouvons admettre cette théorie qui ne tient pas compte de la présence de sinus transverses de plusieurs ordres.

Source : MNHN, Paris

L'ensemble des caractères morphologiques : ornementation de la tunique, tentacules ramifiés, glande hépatique généralement différenciée, gonades souvent disposées dans l'anse intestinale, présence de spicules, montrent que le genre *Culeolus* s'apparente étroitement aux *Pyuridae*.

Dans cette optique, trois hypothèses évolutives peuvent être formulées.

1) Trois lignées évolutives dériveraient d'un ancêtre commun à protostigmates indivis.

Une conduisant aux *Bolteniinae* par recloisonnement du protostigmate entre les sinus longitudinaux.

Une conduisant aux *Pyurinae* par spiralisation des fragments de protostigmates.

Une qui conduirait aux *Culeolus* par élargissement du protostigmate jusqu'à faire disparaître la lame fondamentale.

2) A partir d'un stade évolué de *Bolteniinae* se seraient séparés d'une part les *Boltenia* qui conservent de vrais stigmates et d'autre part les *Culeolus* qui auraient perdu leur lame fondamentale tout en gardant l'architecture de sinus déjà formés.

3) On peut aisément imaginer la même évolution à partir des *Pyurinae*.

La première hypothèse se heurte à un certain nombre d'objections qui sont celles déjà opposées à la théorie émise par Damas. La complication des divers ordres de sinus transverses n'est pas explicable dans ce cas, pas plus que la formation de plis longitudinaux élevés, dissymétriques et en nombre pratiquement fixe. La réduction du pli n° 2 n'apparaît pas logique si l'on admet cette hypothèse. Nous avons donc décidé de ne pas faire du genre *Culeolus* le genre type d'une sous-famille.

La branchie de *Culeolus* peut dans ses grandes lignes être expliquée à partir de la structure connue chez les *Bolteniinae*. Mais il faut constater que les *Culeolus* ne garderaient aucune trace du sinus longitudinal supplémentaire formé par la coalescence des sinus transverses interstigmatiques des *Boltenia*. Nous avons vu que chez *B. ovifera* (fig. 1, p. 24) ce sinus prenait une taille considérable.

De plus, entre les plis, la structure de la branchie des *Boltenia* acquiert une certaine irrégularité due à la néo-formation de stigmates. Les sinus longitudinaux supplémentaires se multiplient alors. Or, chez les *Culeolus* si des irrégularités apparaissent, c'est plus sur les plis qu'entre les plis.

La situation est totalement renversée si l'on examine la filiation à partir des *Pyurinae*. C'est surtout sur les plis qu'apparaissent les sinus transverses supplémentaires.

Nous avons vu que chez plusieurs *Pyurinae* : *Microcosmus nudistigma*, *Pyura discrepans*, *Bolteniopsis*, *Bathypera ovoida*, pouvait apparaître une désolidarisation complète entre les sinus branchiaux et le mode de perforation de la lame fondamentale. Chez toutes les espèces citées cette anomalie conduit à une structure où l'architecture des plis et des sinus de la branchie n'est pas perturbée. Cette variation se trouve à l'état latent chez les *Pyurinae*. Dans quelques cas, elle semble génétiquement fixée, dans la plupart, elle apparaît comme une monstruosité.

Il devient possible d'admettre la fixation d'une telle anomalie dans un milieu aussi exceptionnel que celui des grands fonds.

La disparition des stigmates dans le milieu abyssal n'est d'ailleurs pas une exclusivité des *Pyuridae*. Les genres *Bathystyeloïdes* (*Styelidae*)

Source : MNHN, Paris

Dicopia (*Ascidiidae*) ont perdu, eux aussi, leurs stigmates. Les orifices des stigmates deviennent très grands chez certaines *Corellidae* et *Agnesiidae* des grands fonds.

L'examen de la diversité du genre *Culeolus* plaide en faveur du rattachement de ce genre aux *Pyurinae*, et en particulier la structure si variée des gonades, dont beaucoup d'anomalies sont parallèles chez *Pyura* et chez *Culeolus*. La présence de spicules accentue encore ce caractère, alors que les spicules ne sont pas connus chez les *Bolteniinae* et la structure des gonades de cette sous-famille très peu variable.

Le niveau d'évolution branchial auquel il convient de détacher les *Culeolus* de l'évolution générale des *Pyurinae* est impossible à préciser actuellement faute de savoir si les *Culeolus* ont la possibilité de former des sinus entre les plis.

Si cette possibilité n'existe pas chez les *Culeolus* l'origine du genre doit être recherchée entre les genres actuels *Cratostigma* et *Ctenyura*.

Si cette possibilité existe, ce que nous croyons, nous devons considérer, à cause du raphé en languettes et de la diversité des gonades, que le genre *Culeolus* dérive d'une forme très évoluée de *Pyurinae*, du genre *Pyura*.

E. — ÉVOLUTION DES *PYURIDAE*

1) Relations entre les *Pyuridae*, les *Styelidae* et les *Molgulidae*.

La famille des *Pyuridae* compte un grand nombre de genres et de très nombreuses espèces aberrantes. Dans ces conditions, il est normal de s'attendre à ce que certaines espèces se rapprochent par un de leurs caractères de ceux spécifiques de l'une ou de l'autre des deux grandes familles de Stolidobranchiates. Nous avons effectivement observé de telles exceptions, et de telles ressemblances tout au long de la présente étude systématique.

Il y a très peu de rapports entre les *Styelidae* et les *Pyuridae*. Une seule espèce garde une position douteuse (*Pyura novaseelandiae*). Cette indécision doit être levée par l'examen de la branchie.

C'est, en effet, le sac branchial qui montre les différences fondamentales entre les deux familles, depuis les tous premiers stades du développement. Les protostigmates se divisent entre les sinus longitudinaux chez les *Pyuridae*, et au hasard chez les *Styelidae* (1). L'évolution et la condensation du développement branchial des grandes *Pyura* peut, dans certains cas, masquer les différences fondamentales.

Les autres différences : tentacules composés et glande hépatique en

(1) La différence entre l'origine et l'évolution des éléments de la branchie des *Styelidae*, d'une part, et des *Pyuridae* et des *Molgulidae*, de l'autre, me semble donc fondamentale. En particulier l'origine des plis branchiaux (ce qui justifie actuellement la réunion de ces trois familles au sein de l'ordre des *Stolidobranchiata*) est différente. Les plis de *Pyuridae* et de *Molgulidae* tirent leur origine de l'évolution d'un fragment de protostigmate et du sinus longitudinal primordial qui se trouve au-dessus. Les plis de *Styelidae* sont de simples proliférations de certaines zones de la branchie.

La différence entre ces deux modes de formation des plis branchiaux méritera certainement, lorsque l'étude en sera menée à bien, une coupure systématique au niveau de l'ordre.

Source : MNHN, Paris

tubules, sont des acquisitions des *Pyuridae*. Mais comme dans tous les cas de caractères acquis, il existe certaines espèces qui ont perdu la possibilité de faire apparaître le caractère qui reste latent.

La coupure entre les *Pyuridae* et les *Styelidae* est nette. Les quelques problèmes restés en suspens sont dus à des observations insuffisantes.

La distinction entre les *Pyuridae* et les *Molgulidae* est beaucoup plus subtile. Trois caractères fondamentaux séparent les deux familles :

— La présence d'un rein chez les *Molgulidae*.
— La formation des infundibula à partir d'un seul stigmate chez les *Pyuridae* et de deux chez les *Molgulidae*.
— L'apex de la gonade gauche des Molgules n'est pas enfermé dans la boucle intestinale.

Les trois caractères souffrent des exceptions :

— La présence d'un rein chez *Bolleniа transversaria* et *B. isibasii*, *Pyuridae*. Nous avons déjà (p. 000) discuté cette anomalie. Nous la considérons comme une convergence physiologique entre les deux familles.
— Les doubles stigmates des jeunes de *Microcosmus sabatieri* et de *Bolleniopsis*, *Pyuridae*.
— De très nombreuses *Pyura* ont des gonades situées à l'extérieur de l'anse intestinale.

Ces deux dernières séries d'exceptions ne dépassent pas le cadre de la variabilité des espèces ou des genres.

Nous avons, en outre, signalé la ressemblance qui existe entre le tube digestif des espèces interstitielles *Heterostigma* et celui de *Bolleniopsis* avec celui des *Molgulidae*. Cette ressemblance est certainement un caractère primitif. Le tube digestif de ces deux familles était construit sur le même plan. Chez les *Pyuridae* évoluées l'accumulation de ptérines dans les tissus masque la ressemblance.

Contrairement à ce que nous avions observé pour les *Styelidae*, les *Pyuridae* primitives ressemblent plus aux *Molgulidae* que les espèces évoluées. Les deux familles sont certainement assez proches l'une de l'autre mais leurs directions évolutives divergent très rapidement.

2) Évolution de la famille des *Pyuridae*.

Au cours de notre étude l'évolution branchiale de la famille a été suivie genre par genre. Mais pour préciser le rang hiérarchique de certains genres évolués nous avons dû faire appel à d'autres organes (tube digestif ou gonades) qui subissent eux-mêmes une évolution. Nous nous posons maintenant le problème de savoir quelle est la valeur phylogénétique des divers organes.

1° La tunique chez les formes les plus primitives est fine, parcourue dans toute sa masse par des sinus sanguins terminés par des ampoules vasculaires. Ces ampoules peuvent faire saillie à l'extérieur, elles se transforment alors en rhizoïdes. Primitivement, ces ampoules existent sur tout le corps et l'espèce est couverte de sable. En fin d'évolution, seule la partie postérieure peut former ces ampoules, et l'espèce se fixe alors aux rochers.

Cette évolution est parallèle à celle de la branchie. Nous pouvons suivre progressivement la diminution de ces ampoules, leur spécialisation et leur groupement à la partie postérieure du corps dans les genres qui,

Source : MNHN, Paris

au point de vue branchial, constituent l'orthogenèse évolutive : *Heterostigma*, *Cratostigma*, *Hartmeyeria*, *Clenyura*, *M. glacialis*, *Pyura* primitives couvertes de sable, *P. formosa* à demi couverte, etc...

La possibilité de se couvrir de sable se retrouve chez des espèces évoluées, mais selon un processus très différent. Ce ne sont plus alors des rhizoïdes qui se collent sur les grains, mais des expansions de la cuticule externe de la tunique qui enrobent les particules (Ex. : *Microcosmus claudicans* ou *Bolteniopsis*).

Une seconde évolution, par spécialisation d'une ampoule vasculaire, va conduire aux formes pédonculées, qui sont généralement des espèces évoluées (*Culeolus*).

2° Les tentacules ont une évolution tout à fait schématique. Simples chez les espèces primitives (*Heterostigma*, *Cratostigma*), composées pour tout le reste, à l'exception d'une espèce très évoluée : *Culeolus chuni*.

3° Le raphé est, à l'origine, formé de lobes dépendant des sinus transverses de premier ordre de la branchie gauche, ces lobes se soudent aussitôt pour former une lame continue.

Chez tous les genres primitifs, le raphé est lisse.

Chez les genres évolués (*Pyura*, *Halocynthia*, etc...), il est en principe découpé en languettes. Mais chez les espèces primitives des genres évolués, il est formé d'une lame continue dont la marge seule est découpée en languettes. On peut considérer ces languettes du genre *Pyura* comme des formations évoluées non équivalentes des lobes originels.

Chez les genres plus évolués que *Pyura*, le raphé se complique. Raphé double chez *Halocynthia*, raphé en lobes transversaux en forme de feuille chez *Culeolus*. Dans le genre *Bolteniopsis*, régressé, le raphé redevient lisse mais présente d'importantes irrégularités.

4° L'évolution du tube digestif porte sur l'estomac et la glande hépatique. A l'origine, chez les espèces primitives, la glande hépatique est constituée par deux champs de tubules fermés à leur extrémité distale. L'évolution suit un double cours.

— Les tubules tendent à se ramifier et à former des masses hépatiques pédonculées.

— Les différences morphologiques entre les deux parties du foie s'accentuent.

Le premier type d'évolution conduisant à une glande ramifiée masque souvent le second.

Les deux genres *Hartmeyeria* et *Cratostigma* possèdent des glandes simples ramifiées mais formées le plus souvent de deux lobes principaux d'aspect légèrement différents.

Chez *Bolteniа*, le deuxième type d'évolution prend tout de suite le dessus. Chez *Halocynthia*, la différenciation de l'estomac en deux parties est poussée jusqu'à son terme.

Dans le genre *Culeolus* l'une ou l'autre des deux tendances se réalise selon les espèces.

Nous ne pouvons donner qu'un aperçu schématique de cette évolution de la glande hépatique, et dans tous les genres il existe des exceptions.

5° Les gonades, elles, ne subissent pas une évolution uniforme. Nous assistons plutôt à une diversification, en particulier dans les genres *Pyura* et *Culeolus*. Il n'est pas possible de dire quelle est la plus primitive des trois tendances principales qui conduisent aux gonades des genres *Microcosmus*, *Pyura* et *Halocynthia*. Nous ne pouvons définir qu'un gradient de

Source : MNHN, Paris

complication. Mais la forme primitive et le moment de l'évolution où se fait la diversification nous échappent.

Nous venons de décrire l'évolution des organes pris indépendamment les uns des autres. Pour chaque organe, il existe un ou plusieurs points d'accélération de l'évolution. Si on examine les organes tous ensemble, il devient évident que cette accélération s'est effectuée pour tous les organes des *Pyurinae*, à partir d'un niveau d'évolution correspondant aux genres actuels *Cratostigma*, *Hartmeyeria* et *Ctenyura*. Là, l'évolution des gonades, du raphé, des tentacules, de la glande hépatique et de la branchie ont diversifié les genres actuels. Curieusement gonades, raphé, et glande hépatique ont évolué d'une manière coordonnée, il semblerait donc que ces trois organes soient génétiquement liés, au moins chez les *Pyuridae*.

C'est l'évolution branchiale qui nous a permis de définir les genres primitifs de *Pyurinae*. Les trois grands genres évolués (*Microcosmus*, *Pyura* et *Halocynthia*) sont à peu près équivalents au point de vue branchial.

C'est donc désormais la structure des gonades qui devient le caractère le plus important. Chacun de ces genres correspond à un type fondamental de diversité des gonades chez les *Pyuridae*.

Toutes nos connaissances sur l'ensemble des Ascidies montrent que dans chaque famille l'évolution progresse d'une manière indépendante, si bien que les critères évolutifs précisés pour les *Pyuridae* ne seront plus valables pour l'étude des autres familles.

Nous avons concentré en un tableau, sous forme d'un arbre généalogique, l'image que nous nous faisons de la famille des *Pyuridae*, de la hiérarchie des genres et de leur place les uns par rapport aux autres (fig. 41).

3) Répartition géographique.

Les *Pyuridae* existent dans toutes les mers du globe.

La proportion des sous-familles et des genres est très différente selon les grandes régions climatiques des Océans.

Les sous-familles et les grands genres évolués ont certainement une origine très ancienne et sont bien différenciés les uns des autres. Leur répartition géographique est mondiale. Deux genres seulement, *Bollenia* et *Halocynthia*, ont une aire de répartition discontinue.

Les quatre espèces abondantes de *Bollenia* vivent dans l'Arctique, deux dans l'Atlantique et trois dans le Pacifique. Des espèces plus rares se rencontrent au Japon. Mais des exemplaires de *Bollenia* ont été rencontrés en Afrique du Sud et en Malaisie.

La plupart des espèces de *Halocynthia* vivent dans les eaux japonaises, et elles forment là une grande partie de la biomasse des Ascidies. Trois autres espèces sont réparties dans les mers arctiques et boréales, chacune d'elles ayant une aire de répartition bien définie. Mais dans ce cas encore une espèce vit en mer Rouge et une autre en Australie.

Le genre *Culeolus* se rencontre dans l'étage bathyal de tous les océans, à l'exception de la Méditerranée.

Les genres *Pyura* et *Microcosmus* groupent une majorité d'espèces qui vivent dans les mers tropicales et tempérées. Seules quelques exceptions, insignifiantes par rapport au nombre d'espèces, colonisent la zone boréale froide : *P. tessellata* et *M. glacialis* dans l'Atlantique, et *P. haustor* et *P. mirabilis* dans le Pacifique Nord.

Source : MNHN, Paris

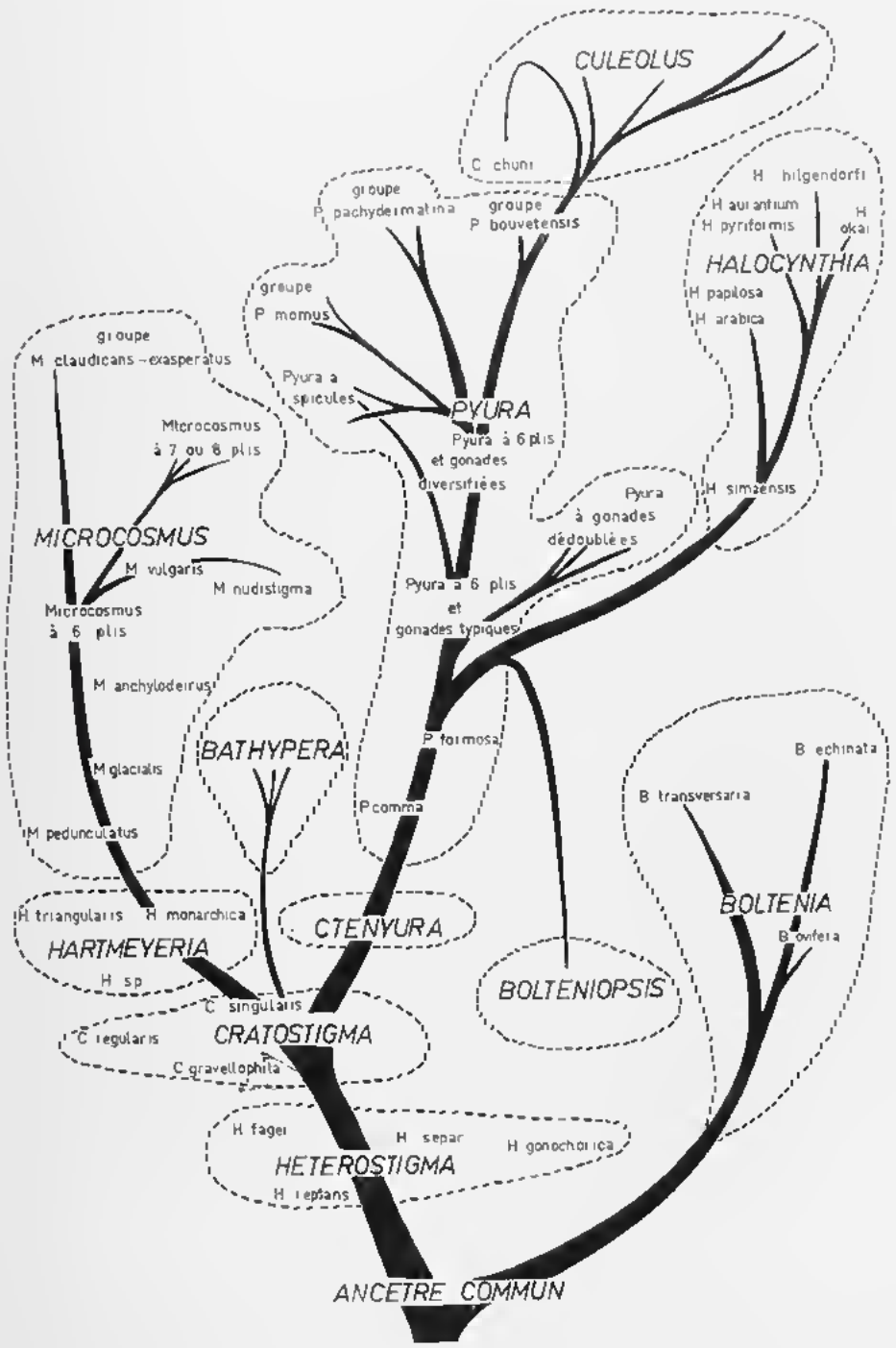

FIG. 41. — Tableau phylogénétique de la famille des *Pyuridae*.

Source : MNHN, Paris

De même les *Pyura* du groupe *P. bouvetensis* pénètrent assez loin dans la zone antarctique.

Si la répartition des grands genres est bien connue il n'en est pas de même pour les genres primitifs ou aberrants.

Le genre *Cratostigma* a une répartition beaucoup plus discontinue : les côtes de la Nouvelle-Angleterre et la Méditerranée.

Les trois espèces d'*Hartmeyeria* ont été découvertes dans le Pacifique Nord, la Méditerranée et la mer Rouge. *Ctenyura* n'est connue que des Philippines.

Bolleniopsis n'est connu que de Roscoff et du Maroc.

Si nous considérons le cas du genre *Heterostigma* que nous avons recherché avec une particulière attention, en fonction de notre propre intérêt et connaissant son écologie, si précise, nous constatons que nous l'avons trouvé partout où nous l'avons cherché et où les biotopes favorables existaient. De telle sorte que les espèces du genre *Heterostigma* sont connues sur toutes les côtes d'Europe : de la Nouvelle-Zemble, Roscoff, Banyuls, jusqu'à la Sicile et elles semblent exister sur les côtes d'Israël.

L'état de nos connaissances sur les petites espèces dans des zones telles que l'Afrique du Sud (Millan 1962) laisse penser qu'il est peu probable de retrouver ces genres primitifs dans l'hémisphère austral. Par contre, dans ces régions ont été découvertes ou sont encore à découvrir des espèces aberrantes, régressées, ou présentant l'hypertrophie de certains caractères et appartenant à des genres très évolués.

Dans l'ensemble notre expérience nous conduit à l'observation suivante : le point de rencontre des deux sous-familles coïncide avec les régions où l'on trouve le genre le plus primitif, c'est-à-dire la zone boréale. Les espèces primitives des genres évolués, et les genres intermédiaires se rencontrent dans la zone tempérée chaude ou même tropicale, mais dans l'hémisphère Nord. Les espèces très évoluées et les espèces aberrantes ou les genres qui, à notre sens ont évolué à partir du genre *Pyura*, se rencontrent dans la zone tropicale ou dans les zones tempérées ou même froides. La proportion de ces espèces est alors importante dans l'hémisphère austral.

Tout se passe comme si les *Pyuridae* étaient issues d'une population archaïque vivant dans la zone boréale. La division en grands genres aurait eu lieu dans cette zone. Deux genres, *Microcosmus* et *Pyura*, auraient migré vers les zones plus chaudes. Ils auraient subi alors une explosion évolutive. Puis, continuant à évoluer, certaines de leurs espèces seraient revenues coloniser les zones tempérées (1).

C'est volontairement que nous n'avons pas envisagé la répartition géographique au niveau des espèces. Les imprécisions des descriptions données par la quasi-totalité des auteurs conduisent à trop d'incertitudes. Il en résulte que dès qu'une espèce paraît posséder une vaste répartition, sa synonymie, vraie ou supposée, est embrouillée.

(1) Le centre de répartition des *Styelidae* est certainement à rechercher dans l'hémisphère austral. Les espèces ou les genres les plus primitifs de cette famille ont été récoltés sur les côtes d'Australie, de Nouvelle-Zélande et de l'Afrique du Sud. Les *Molgulidae* semblent, comme les *Pyuridae*, tirer leur origine de la zone boréale.

Source : MNHN, Paris

III. — ÉCOLOGIE

A. — INTRODUCTION

Il n'a jamais été dans notre intention de limiter l'étude des *Pyuridae* aux problèmes taxonomiques. Les discussions systématiques, aussi intéressantes soient-elles, ne sont pas l'unique intérêt des recherches ascidiologiques. Nos connaissances sur la répartition, l'occupation des milieux et l'écologie des espèces sont en plein essor.

Il est regrettable que ces deux aspects d'une même étude soient souvent effectués par des biologistes différents.

La systématique des Ascidies, nous devons l'admettre, est pour un écologiste de terrain d'un abord rébarbatif. Malheureusement presque tous les grands ascidiologues ont travaillé dans des Muséums sur des collections abondantes, mais qu'ils n'ont pas récoltées. Ainsi pour les Ascidies, le divorce entre systématiciens et écologistes est complet.

Très rarement, à la fin d'une description un paragraphe explique dans quelles conditions vit l'espèce. Le plus souvent les indications biologiques se limitent à la localisation géographique : Golfe du Mexique ou Iles Kerguelen, à la profondeur; et la nature du fond est citée en utilisant les termes de roches, sables, coquilles ou vase. Ceci n'apporte en réalité aucun renseignement utilisable.

A notre époque de très gros progrès ont été accomplis dans le domaine de l'exploration des mers. Des engins perfectionnés ont été mis au point. Ils permettent des récoltes différentielles. Le développement de la plongée sous-marine surtout, livre au biologiste toute la zone infra-littorale qui abrite au moins les deux tiers des espèces existantes.

La plongée sous-marine peut apporter énormément au systématicien, autant qu'à l'écologiste. Pour le systématicien, il est désormais possible (de 0 à 50 m) d'aller faire des récoltes directes et sélectives. En une plongée, effectuée pour rechercher une espèce, on ramassera plus d'échantillons à toutes les tailles et en parfait état qu'en quinze ou vingt dragages. De plus, on pourra s'introduire dans les milieux inaccessibles aux méthodes classiques. L'écologiste peut mesurer directement un certain nombre de facteurs, éclairement, orientation, savoir quelle est la position des animaux par rapport au fond, juger de l'importance des courants, noter les groupements, les associations avec d'autres espèces d'Ascidies ou avec d'autres groupes zoologiques. Il pourra surtout estimer la densité des animaux en un lieu donné.

Ces procédés de récolte permettent au systématicien de découvrir de nombreuses espèces considérées comme très rares, non encore trouvées dans la région ou même nouvelles, qui avaient échappé aux chercheurs utilisant les techniques classiques. Lorsqu'un plongeur s'est habitué au fond dans lequel il travaille, quand il est familiarisé avec le relief du fond, les mouvements des différents animaux, les micromilieux, la moindre anomalie attirera son attention. Il remarquera que les espèces ont une répartition, une disposition, une allure tout à fait caractéristiques. Si, dans le fond,

Source : MNHN, Paris

il observe une population d'aspect différent de ce qu'il a l'habitude de voir, il la récoltera. Souvent, il s'apercevra qu'il existe des différences systématiques réelles entre ces populations. Ainsi avec un peu d'habitude, il est possible de distinguer les six espèces de *Pyuridae*, pourtant d'habitus très voisins, que l'on rencontre dans la zone infra-littorale de Méditerranée.

Nous avons remarqué à plusieurs reprises, en plongeant avec des collègues qui, eux, récoltaient préférentiellement des crustacés, des mollusques ou tout autre groupe, qu'ils étaient incapables de distinguer non seulement les différentes espèces d'ascidies, mais parfois les ascidies du substrat. Nous donnons ces précisions pour montrer à quel point il est nécessaire que le spécialiste fasse l'effort d'aller lui-même sur les lieux de récolte, au moins sur le bateau s'il ne peut aller directement au fond lui-même. L'aspect des animaux vivants est d'une importance extrême.

Dans les milieux inaccessibles aux moyens classiques : grottes sous-marines, hauts fonds, fonds trop durs pour les dragues, chenaux sableux entre des blocs ou des mattes, le plongeur pourra travailler. Par exemple, à Banyuls-sur-Mer, à 50 m du laboratoire, vivent en abondance deux grandes espèces d'Ascidies : *Phallusia fumigata* et *Pyura dura*. La première était connue par deux exemplaires, la seconde n'avait jamais été trouvée en Méditerranée occidentale. Ces deux espèces vivent dans les fissures de rochers à 10 m de profondeur seulement. Un plongeur peut les récolter par douzaines.

La notion de milieux inaccessibles n'est pas l'exclusive du faciès rocheux. Beaucoup de fonds meubles de granulométrie particulière ne sont pas exploités selon les méthodes classiques : chenaux, talus sableux ou coquilliers situés à la limite des rochers et des sédiments, éboulis. De nombreuses espèces spécialisées vivent dans ces zones.

C'est pourquoi pour les espèces que nous avons pu récolter personnellement, les rapports de l'animal et de son milieu, la répartition écologique ont été précisés. Pour l'ensemble des espèces de la bibliographie, nous ne pouvons que tenter de définir leurs rapports avec les grands milieux climatiques ou hydrologiques.

En un mot le premier travail du systématicien est d'apprendre à chercher les Ascidies.

B. — LA FAMILLE DES *PYURIDAE* ET LES MILIEUX MARINS

Nous avons vu (p. 130) que les *Pyuridae* étaient présentes dans toutes les mers du globe. Voyons maintenant quels sont les milieux colonisés.

a) Le milieu rocheux :

L'immense majorité des espèces et des individus de la famille vit sur des fonds rocheux depuis la partie inférieure de la zone de balancement des marées, jusque vers 100 m de profondeur. C'est le cas des espèces des genres *Pyura*, *Halocynthia*, *Microcosmus* et *Boltenia*. Elles vivent le plus souvent fortement attachées sur les rochers.

Pour que les espèces ou les exemplaires soient abondants, il est nécessaire que les zones rocheuses soient étendues. Une zone rocheuse de petites

Source : MNHN, Paris

dimensions (quelques dizaines de mètres carrés) isolée au milieu d'une vaste étendue sableuse ou vaseuse sera pauvre en espèces et en individus.

S'il existe dans une zone rocheuse des supports imitant la consistance du rocher, ce que nous appellerons des « milieux pseudo-rocheux » les *Pyuridae* s'y fixent également en abondance. La principale exigence des Ascidies sera une stabilité comparable à celle du rocher. Ainsi les coques des navires, les épaves, les chaînes, les engins en fer abandonnés pendant de longues périodes sur le fond des océans, sont très souvent recouverts de *Pyuridae*, en particulier du genre *Microcosmus*. Les espèces peuvent se fixer directement sur des surfaces métalliques nues. Goodbody (1) 1963 a observé qu'*Ascidia nigra* « are probably actively attracted towards iron, as submerged iron structures, which are not painted ».

Le mâchefer rejeté par des bateaux sur des fonds meubles au voisinage de fonds rocheux étendus peut servir de support. Par exemple, dans la région de Banyuls-sur-Mer, *Microcosmus sabatieri* est très abondant sur les amas de mâchefer dispersés devant le port de Port-Vendres.

L'ensemble des bois coulés ou immergés, verres, terres cuites, filins, peut également servir de support dans les mêmes conditions.

Si les *Pyuridae* occupent indifféremment tous les milieux solides minéraux, même les plus incongrus, il n'en va pas de même pour les surfaces d'origine organique.

Les surfaces végétales vivantes ne sont utilisées que dans certaines conditions très strictes : les seuls cas de ce type que nous ayons pu observer concernent les grandes Phaeophycées. Les *Pyuridae* ne se fixent que sur les parties recouvertes d'une épaisse cuticule inerte : sur les crampons de Laminaires, sur la stipe très rugueuse de *Laminaria hyperborea* et sur les vieilles « tiges » de Cystoseires. Nous avons pu observer certaines exceptions, par exemple, la présence de *Pyura* sur des frondes de *Laminaria saccharina*. Dans ce cas un examen attentif nous a montré que l'Ascidie était en réalité fixée sur une colonie morte de Bryozoaires. Il n'y avait pas de contact entre les tissus de l'algue et la tunique.

Nous n'avons jamais rencontré de *Pyuridae* sur les surfaces vivantes des algues calcaires (Mélobésiées ou Lithothamniées) qui forment dans certaines régions de véritables récifs (coralligène de Méditerranée ou maërl de la Manche). Dès que les algues ou les fragments d'algues sont morts, les *Pyuridae* s'y fixent comme sur un milieu rocheux. Les parties mortes des Phanérogames marines (mattes de Posidonies) peuvent également être colonisées.

En conclusion, nous n'avons jamais observé de *Pyuridae* fixées sur une surface végétale biologiquement active. Et ceci contrairement à ce qui se passe dans d'autres familles telles que les *Botryllinae*, les *Ascidiidae* ou les *Didemnidae*, qui s'étendent souvent sur les frondes de Laminaires.

Parallèlement nous n'avons pu observer de fixation de *Pyuridae* sur des surfaces animales « vivantes ». Les Ascidies s'attachent souvent les unes sur les autres mais selon des règles précises. Toutes les familles peuvent prendre pour support les grandes *Pyuridae*, mais les *Pyuridae*, elles, ne peuvent se fixer que sur des Ascidies de la même famille, ou bien sur de

(1) Goodbody (Y.), 1963. — The biology of *Ascidia nigra* (Savigny). II The development and survival of young Ascidians. *Biol. Bull.*, 124, n° 1, pp. 31-44.

Source : MNHN, Paris

grandes *Ascidiidae* à tunique très épaisse. Nous avons fréquemment observé à Banyuls des *Microcosmus* fixés sur *Phallusia mammillata* et, à Kristineberg, l'habitat préférentiel de *Boltenia echinata* est *Ascidia* (*Phallusioides*) *obliqua*.

Les *Pyuridae* ne peuvent s'attacher aux coquilles de Mollusques que si leur périostracum a disparu.

Dès qu'un animal possédant un squelette interne meurt entièrement ou partiellement, par exemple les Gorgonaires ou les Hexacoralliaires, leur squelette est colonisé (1). Les axes de Gorgones mortes semblent des supports de prédilection.

Tous les milieux stables, biologiquement inertes, rocheux ou pseudo-rocheux, abritent dans des proportions diverses des *Pyuridae*, si toutefois les conditions hydrologiques, physiques ou biologiques n'interdisent pas la présence des représentants de cette famille.

b) Les fonds meubles :

Toutes les *Pyuridae* ne vivent pas en milieu rocheux. Les espèces et les genres les plus intéressants de la famille ont réussi à coloniser la plupart des autres milieux, c'est-à-dire les fonds meubles. Étudions d'abord les adaptations qui permettent à certaines espèces de vivre dans des milieux à très forte granulométrie : fonds de cailloutis, fonds de maërl et fonds à coquilles entières.

Dans ces milieux certaines espèces peuvent se rencontrer en très grande abondance. *Pyura tesselleta* vit normalement appliquée sur ces petits cailloux adhérant par toute sa face ventrale. Cette espèce subit un aplatissement dorso-ventral considérable. Ainsi elle est en continuité avec le substrat. Cette espèce n'est pas forcément fixée sur la face supérieure des pierres. Sur les fonds à grosses coquilles elle préférera se fixer sur la face inférieure de celles-ci en compagnie de *Ascidia mentula* ou *A. conchylega*.

Certaines espèces peuvent pousser des rhizoïdes sur les faces latérales. *Microcosmus claudicans* agglomère suffisamment de fragments de maërl mort pour former un important nodule, stable sur le fond meuble. Il s'agit ici d'une adaptation écologique; en milieu rocheux cette espèce se fixe exclusivement par la face ventrale.

Sur les fonds coquilliers ou formés par des algues calcaires solitaires (*Lithothamnium* ou *Peissonnelia*) vivent souvent des individus jeunes de grandes espèces. Certaines atteignent, en dépit de leur taille réduite, la maturité sexuelle. La proportion de « monstres écologiques » est alors importante.

Dans la région de Marseille, sur les fonds à *Peissonnelia* vivent de nombreux exemplaires de *Pyura dura* de 1 à 2 cm. Dans ces conditions on peut admettre que les larves, trompées par l'importance des surfaces de fixation, s'installent dans des milieux défavorables aux adultes. La stabilité trop faible du milieu ne permet pas aux animaux de grandir normalement et de devenir complètement adultes. La disposition des Ascidies par rapport au sédiment sera étudiée à propos de *M. sabatieri* (p. 148).

(1) Nous devons signaler que si une Gorgone meurt en partie et se recouvre alors du *Paraerythropodium*, celui-ci par sa croissance va recouvrir non seulement tout l'axe de la Gorgone mais aussi la *Pyuridae* qui s'y était fixée auparavant.

Source : MNHN, Paris

Les fonds littoraux formés de graviers ou de débris de coquilles (1 cm ou moins) peuvent abriter des *Pyuridae*. Nos connaissances sur les Ascidies de ces fonds sont fragmentaires. Elles n'ont été recherchées que sur les côtes d'Europe. Dans les autres régions, où la prospection systématique n'a guère été entreprise, quelques espèces ont néanmoins été rencontrées. Nous discernerons dans ces fonds meubles trois types d'adaptation.

— Il existe d'abord des « espèces pivotantes » ancrées à la surface du sédiment par un ou plusieurs longs rhizoïdes puissants. C'est le cas des trois espèces du genre *Hartmeyeria* et de *Microcosmus pedunculatus*. Ces quatre espèces possèdent un grand rhizoïde. Certains exemplaires du *Microcosmus vulgaris* vivant sur des fonds de ce type présentent plusieurs rhizoïdes longs et très ramifiés disposés en couronne. Ces rhizoïdes agglomèrent une masse de coquilles qui peut atteindre deux à trois fois la taille de l'Ascidie (forme *rhizophorus* de HARANT).

— Pour d'autres formes le corps est entièrement ou partiellement couvert de petits rhizoïdes fins qui agglomèrent les particules. Ces espèces ont exactement l'aspect de Molgules. Nous citerons le genre *Cratostigma*. Ces espèces sont de taille moyenne 1 à 1,5 cm; elles vivent enfoncées dans le sable. Les siphons affleurent la surface du sédiment. Nous supposons que les espèces du genre *Ctenyura*, *Pyura histrix (Hyalocynthia)* et *Pyura formosa* vivent dans des conditions analogues.

— Enfin, il existe des formes interstitielles nues et mobiles qui vivent entre les graviers; ces formes présentent un fin et long rhizoïde libre. Dans certaines conditions ces formes peuvent se coller temporairement à des grains de sable. Elles ne semblent jamais vivre à la surface du sédiment.

Les vases des plateaux continentaux ne sont pas complètement dépourvues de *Pyuridae* : *Pyura mirabilis* dans le Pacifique Nord est allongée antéro-postérieurement. Ses deux siphons sont parfaitement opposés. Elle peut également vivre sur les rochers et sur les vases. *Microcosmus glacialis* de l'Atlantique Nord est une espèce molguliforme dont la partie ventrale de la tunique est couverte d'un chevelu de rhizoïdes. Les siphons sont protégés par deux replis tunicaux qui peuvent se refermer (1).

Une remarque s'impose. Les espèces interstitielles *(Heterostigma)* les espèces molguliformes *(Cratostigma)* et pivotantes *(Hartmeyeria)* forment une série évolutive que nous avons étudiée. L'adaptation à la vie sur les fonds meubles est plus poussée pour les espèces interstitielles, primitives au point de vue anatomique, que pour les *Hartmeyeria*. Nous constatons donc un double gradient d'adaptation et d'évolution en sens inverse.

D'autres espèces *M. vulgaris*, *P. mirabilis*, etc. ont, elles aussi, réussi à coloniser les milieux meubles, mais ce sont là des espèces très évoluées qui s'adaptent à de nouvelles conditions. On peut considérer cette adaptation comme secondaire.

Enfin, les espèces abyssales peuvent vivre sur les vases. Elles présentent des adaptations morphologiques très poussées. En particulier, ces espèces sont pourvues d'un très long pédoncule qui les dresse au-dessus du sédiment. Leur mode d'ancrage au fond est très mal connu. Les auteurs

(1) Cette adaptation se retrouve dans deux autres espèces, vivant elles aussi, sur des fonds meubles, la *Molgula oculata* et la *Polycarpa comata*. Ces deux noms d'espèces sont pris au sens de LACAZE-DUTHIERS.

Source : MNHN, Paris

qui les ont décrites n'ont pas précisé si le bouquet de rhizoïdes qui termine le pédoncule (lorsque celui-ci n'a pas été cassé) est fixé sur la vase ou sur un nodule ou un fragment de rocher.

Si la majorité des espèces de *Pyuridae* est sessile et fortement fixée sur les rochers, il en existe d'autres, souvent primitives au point de vue anatomique, qui vivent dans les milieux exceptionnels. Une prospection générale de ces milieux est à entreprendre. On peut en attendre de gros progrès dans la connaissance des Ascidies.

C. — INFLUENCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES EXIGENCES DE LA FAMILLE DES *PYURIDAE*

Dans ce chapitre nous étudierons plus spécialement les Ascidies des côtes d'Europe, surtout celles de la région de Banyuls-sur-Mer que nous avons pu observer dans leur milieu. Une centaine de plongées en scaphandre autonome et deux explorations effectuées à l'aide de la « soucoupe plongeante » du Commandant COUSTEAU nous ont permis d'étudier la répartition des *Pyuridae* avec beaucoup de précision. Les zones que nous n'avons pas pu explorer directement ont été intensivement prospectées par la drague et le chalut. J'ai tenu à assister personnellement aux opérations de récolte. Cette étude est complétée par une dizaine de plongées effectuées à Roscoff. La côte est de Sicile et les côtes de l'île de Chypre ont été également prospectées. Nous ne faisons guère allusion aux espèces que nous n'avons pas observées « in situ », nous réservant d'en parler seulement dans le cas de facteurs écologiques très particuliers.

Dans un premier temps, nous étudierons séparément l'influence des différents facteurs écologiques, puis nous tenterons d'en effectuer une synthèse et de préciser les exigences des différentes espèces à leur égard. En troisième lieu nous établirons, en fonction de ces exigences et des possibilités offertes par le milieu, la répartition des *Pyuridae* sur les côtes d'Europe.

L'ordre dans lequel nous exposerons l'influence des différents facteurs n'est pas arbitraire. Nous débuterons par les facteurs les plus couramment envisagés en écologie marine traditionnelle, c'est-à-dire les facteurs physiques. Puis nous considérerons un certain nombre d'actions complexes qui, à notre sens, possèdent une importance primordiale dans la répartition des Ascidies.

L'influence des facteurs écologiques sur les populations d'Ascidies va se manifester de plusieurs façons.

La vitesse de croissance d'une espèce et la taille à laquelle apparaissent les caractères sexuels nous servira à évaluer l'adaptation de l'animal au milieu. Si la croissance est rapide, les Ascidies seront supposées vivre dans un milieu optimal. Si le développement est lent et la maturité sexuelle très précoce c'est qu'un ou plusieurs facteurs sont défavorables.

La proportion des monstres écologiques permettra également de se rendre compte s'il existe un facteur défavorable.

Enfin, l'absence de l'espèce dans une zone où certaines de ses exigences seraient pourtant satisfaites démontrera l'action limitative d'un ou de plusieurs facteurs écologiques.

Source : MNHN, Paris

a) La salinité et la température :

Les Ascidies vivent mal dans les zones maritimes dessalées : Mer Baltique, estuaires, fonds des lagunes méditerranéennes. Seules une dizaine d'espèces sont capables de vivre à une salinité ne dépassant pas 20 ‰ et parmi elles il n'existe pas de *Pyuridae*. Une forte dessalure a donc une influence limitative sur la colonisation d'un milieu par les Ascidies.

Les variations de salinité de 3 à 4 ‰ par rapport à la salinité normale ne semblent pas avoir d'influence sur les *Pyuridae*. A Banyuls-sur-Mer, où ces Ascidies sont particulièrement bien représentées, les variations brusques de salinité dues aux vents sont fréquentes et importantes. Or, la faune ascidiologique ne semble absolument pas perturbée. Dans certaines zones, en particulier les cuvettes littorales isolées de la mer par la marée ou par la forte pression barométrique, d'importantes variations de salinité se manifestent. Dans ces cuvettes isolées la faune ascidiologique est abondante et variée, le *M. polymorphus* y est souvent présent dans la mesure où les autres facteurs écologiques, en particulier le facteur lumière, ne sont pas limitatifs. Je n'ai pas pu observer de différences de disposition ou de caractères morphologiques entre les *M. polymorphus* de ces mares, et ceux vivant au même niveau en eau libre.

Les *Pyuridae*, et même les espèces interstitielles, supportent très bien de brusques variations de salinité, telles qu'elles ont pu être produites expérimentalement en aquarium.

L'action écologique de la température se fait sentir selon deux modalités différentes :

— les variations de température de la masse d'eau océanique au cours de l'année, qui conditionnent les grandes zones climatiques marines sont á étudier au niveau de la répartition de l'espéce;

— les variations locales de température que peut supporter une population en un lieu donné, donnent des indications plus précises.

Il est évident que l'élévation de la température ou sa diminution comme d'ailleurs une forte diminution de la salinité, vont avoir un effet limitatif sur les populations. Pour chaque espèce on pourra considérer des limites maximales et minimales. Ainsi *Boltenia echinata* a une aire d'extension limitée vers le sud par l'isotherme de 12° en été.

Mais il est important de constater que toutes les espéces de *Pyuridae* que nous avons étudiées ont une tolérance aux variations de température qui dépasse toujours l'amplitude maximale de ces variations dans la station considérée. Ainsi *Pyura tessellata* au nord de son aire de répartition vit dans des zones où la température de l'eau descend á 2°, elle prospére trés bien á Roscoff à 15° et se conserve parfaitement en aquarium à une température de l'ordre de 20 à 24°.

Des espèces tropicales, telles que *Pyura momus* de mer Rouge, vivent en abondance sur les côtes d'Israël ou en Mer Noire, lá où les températures hivernales sont rigoureuses.

Les *Pyuridae* subissent trés facilement des variations brusques de température dans les cuvettes littorales ou dans la zone des marées. Il est trés facile de conserver en aquarium à 20° des espéces récoltées dans des eaux à 10° ou 13°, d'y observer la croissance et la reproduction.

Source : MNHN, Paris

Ainsi, il est possible d'expliquer, par le facteur température, l'extension plus ou moins grande d'une espèce le long d'une côte continentale, en la comparant aux courbes isothermiques d'été ou d'hiver; mais il est impossible de recourir à ce facteur pour expliquer des anomalies de répartition d'une espèce dans une station donnée (1).

En conclusion, nous dirons donc que les *Pyuridae*, dans les conditions normales en mer ouverte, ne sont ni sténothermes ni stenohalines. Néanmoins, seules quatre espèces sont communes à la Manche et à la Méditerranée. Cinq *Microcosmus* et *Pyura dura* sont strictement méditerranéens. Leur extension semble limitée vers le sud à la côte Atlantique du Maroc. SLUITER (1927, 1928, 1929) a signalé un *Microcosmus sulcatus* proche, d'après cet auteur, du *M. senegalensis* espèce franchement tropicale, et *M. claudicans*. Aucune description de ces espèces n'ayant été donnée il est impossible de savoir s'il s'agit de *M. claudicans* de *M. savignyi* ou de *M. exasperatus*. PÉRÈS 1964 estime que seulement 2,2 % des 130 Ascidies méditerranéennes vivent sur la côte du Maroc. Or, nous venons de voir que deux espèces (soit 1,50 %) sont très douteuses. Dans le même ouvrage il estime que 31,8 % des Ascidies qui vivent en Méditerranée vivent aussi dans la Manche. A notre avis, la grosse majorité de ces 31,8 % sont des espèces de l'Atlantique Nord qui ont pénétré en Méditerranée telles que *Microcosmus claudicans*, *Pyura tessellata* ou *P. microcosmus*. Par contre 50,4 % sont des endémiques méditerranéennes.

Dès la sortie du détroit de Gibraltar, les conditions hydrographiques, et en particulier les températures minimales, varient brutalement. Vers le sud les espèces chaudes sont stoppées par l'upwelling marocain, et vers le nord par la baisse de température hivernale. En réalité, vers le nord, c'est-à-dire sur les côtes espagnoles et portugaises, les Ascidies n'ont jamais été recherchées. Il est possible que certaines espèces remontent sur la côte espagnole et soient arrêtées par l'importante barrière géographique représentée par les fonds sableux du Golfe de Gascogne.

La faune Ascidiologique méditerranéenne, en ce qui concerne surtout les *Pyuridae* de grande taille, est d'affinité tropicale. L'isotherme de 10° en hiver a certainement une influence limitative envers leur répartition vers le nord. Pour beaucoup d'espèces la Méditerranée peut être considérée comme une ancienne mer tropicale isolée en région tempérée.

Si la température a une influence certaine sur la répartition géographique des *Pyuridae*, il n'en reste pas moins que son influence écologique en une station donnée est quasiment nulle. L'action de la température doit jouer un rôle important sur les jeunes. Or, la période de reproduction est suffisamment étalée dans le temps en Europe pour qu'un certain nombre de larves puissent se développer. Ce phénomène n'est pas propre aux Ascidies, il est très généralement admis en biogéographie.

---

(1) Dans les zones limite de la répartition géographique d'une espèce, là où le facteur température joue, on peut dans certains cas observer des anomalies de répartition dues à cette température. *Phallusia mammillata* est très abondante en rade de Brest. Elle est connue dans la Manche des côtes de Cornouailles et du Devon, du Cotentin (Tatihou). Par contre, sa présence n'a jamais été signalée sur la côte Nord de Bretagne. Les conditions hydrologiques sont moins sévères sur le Cotentin que dans la région de Roscoff. Lors d'un été chaud (1964) plusieurs *P. mammillata* sont apparues dans les bacs de l'aquarium public de la Station de Roscoff.

Source : MNHN, Paris

b) Influence des marées

Pour étudier l'influence de la marée sur des animaux marins, il faut tenir compte de deux facteurs. L'assèchement périodique d'une part et d'autre part la variation considérable des facteurs physiques pendant la durée d'émersion.

La résistance des *Pyuridae* à l'assèchement brutal est considérable. Toutes les grandes espèces de *Pyuridae* des côtes de France peuvent être conservées à sec plusieurs jours. Dix à douze jours même pour *Microcosmus sabatieri*. Cette résistance est bien connue des marayeurs qui ne prennent aucune précaution spéciale pour conserver les animaux avant de les envoyer sur les marchés.

Les quatre espèces de grandes *Pyuridae* que l'on trouve à Roscoff peuvent vivre dans la zone des marées, mais on ne les rencontre qu'à très basse mer : dans les fentes horizontales immergées dans les cuvettes rocheuses, sous les grosses pierres immergées dans des mares. Dans ces deux milieux, les *Pyuridae* ne sont jamais émergées. Nous les avons trouvées sous des pierres susceptibles de sortir complètement de l'eau uniquement dans les herbiers à Laminaires.

Cette distribution est paradoxale si l'on considère la résistance des espèces de cette famille à l'assèchement accidentel et aux variations de température et de salinité. Mais il est un autre facteur très important qui varie avec la marée : la lumière. Les *Pyuridae* ne vivent dans la zone des marées que dans les milieux très sombres. Nous constaterons en effet que les *Pyuridae* sont dans leur ensemble des Ascidies sciaphyles.

c) La profondeur

Le problème de la répartition bathymétrique des Ascidies est intimement lié aux conditions d'éclairement. C'est à l'occasion de ce facteur que nous étudierons l'influence de la profondeur.

d) L'influence de la lumière sur les *Pyuridae*.

Dans une publication récente G. Thorson 1964 (1) a rassemblé les connaissances actuelles sur l'influence de la lumière sur les larves d'invertébrés benthiques. 141 espèces ont été étudiées dont 13 Ascidies. L'influence de la lumière n'a jamais été observée sur les larves de *Pyuridae*. Les réactions des larves de *Pyuridae* à la lumière, en particulier au moment où celles-ci vont se métamorphoser, ne sont pas connues. Mais la répartition de ces espèces sur une paroi rocheuse en fonction des différences d'éclairement rendra directement compte des exigences des larves. Dans ce travail, nous préciserons ces exigences et nous tenterons de les expliquer en comparant nos observations avec ce qui est déjà connu pour les larves des autres familles.

En mer, le facteur lumière varie énormément et obligatoirement, contrairement à ce qui se produit pour les autres facteurs écologiques. La lumière est très vite absorbée par l'eau de mer quand la profondeur augmente. La quantité de lumière diminue très vite, pour 100 % à la surface

(1) Thorson (G.), 1964. — Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*. 1, n° 1, pp. 167-208.

Source : MNHN, Paris

nous avons 50 % à 10 m et 10 % à 40 m pour une eau de turbidité moyenne. La qualité de la lumière varie également : les rayons ultra-violets sont absorbés par les premiers centimètres d'eau, le violet, l'indigo et le rouge, dans les 10 premiers mètres, seuls les verts et les bleus pénètrent au-delà de 20 m.

Ce rapport lumière/profondeur influe sur les Ascidies et sur l'ensemble des formations biologiques. A Banyuls-sur-Mer où les eaux ne sont pas claires, l'herbier à Posidonies disparaît à 15-18 m de profondeur et le coralligène commence vers le même niveau. Sur les côtes de Provence où les eaux sont beaucoup plus claires, l'herbier descend à 20-25 m et le coralligène commence à 35 m. La quantité de lumière reçue va donc conditionner la vie des animaux et commander leur répartition verticale.

Pour les Ascidies l'influence de la lumière est encore plus nette. En Méditerranée, dans la zone infralittorale la plupart des *Pyuridae* vivent sur des surfaces rocheuses. On peut en distinguer trois types : les surfaces horizontales qui reçoivent la quantité de lumière correspondant à leur profondeur; les surfaces verticales ou obliques qui ne reçoivent qu'une quantité réduite de lumière par rapport aux premières, et dont l'orientation vers le nord ou vers le sud, va prendre une grande importance; enfin les surfaces surplombantes ou les grottes sous-marines ne reçoivent plus de lumière directe.

La répartition des Ascidies, par exemple *M. sabatieri*, va être liée de façon très stricte à la quantité de lumière reçue. *M. sabatieri* à Banyuls-sur-Mer se rencontre à partir de 15 m sur les surfaces horizontales. Il sera très abondant sur les surfaces verticales à partir de 7-8 m si elles sont exposées au sud, et 3-4 m si elles sont exposées au Nord. Enfin sous des surplombs accentués il peut vivre à 50 cm de la surface. Ces différences de profondeur pour cette espèce sont bien connues des plongeurs qui la recherchent pour des raisons gastronomiques. La quantité de lumière reçue par les Ascidies dans les trois cas est du même ordre, malgré les grandes différences de profondeur.

Toutes les autres espèces de *Pyuridae* vont suivre les mêmes régles, chacune ayant ses propres limites d'exigences lumineuses, donc de profondeur.

La lumière ne semble avoir aucune action directe sur les *Pyuridae* adultes. Il est très possible d'élever durant de très longues périodes des Ascidies en pleine lumière sans perturber aucunement leur biologie. Pourtant Dybern (1962-1963) remarque que les siphons de *Ciona intestinalis* se rétractent vigoureusement lorsque l'animal est exposé à une violente lumière. Nous n'avons jamais observé ce phénomène chez les *Pyuridae*.

Les variations brusques de lumière ne sont pas ressenties. Si un plongeur braque une torche sur des Annélides elles se rétractent, mais aucune action ne se fait sentir sur les Ascidies. Par contre les *Pyuridae*, et en particulier les grands *Microcosmus*, sont sensibles aux bruits. Si un plongeur crie à proximité d'Ascidies, elles se rétractent immédiatement. De même, l'ébranlement provoqué par les hélices des bateaux les font se rétracter. Dans des cas limites, des zones très bruyantes pourraient devenir défavorables aux Ascidies.

La lumière a une action sur le développement de la pigmentation chez les *Pyuridae*. Les siphons des exemplaires de *M. vulgaris* ou de *P. microcosmus* récoltés à 300 m de profondeur à Banyuls-sur-Mer sont blanchâtres.

Source : MNHN, Paris

Les mêmes espèces récoltées à 50 m ont des siphons colorés en rose de façon diffuse. Mais si on élève plusieurs mois à la lumière du jour des *M. vulgaris* à siphons blancs aucune coloration ne se développe.

Les faces exposées à la lumière d'*Halocynthia papillosa* sont vivement colorées en rouge, alors que les parties à l'ombre sont jaunâtres.

La lumière n'ayant aucune action nocive sur les adultes, c'est au niveau des larves qu'il faut situer l'action limitative de la lumière.

Thorson (1964) classe les larves d'invertébrés marins en plusieurs catégories selon leurs réponses aux excitations lumineuses. Ainsi 13 espèces d'Ascidies, dont les têtards ont été étudiés à ce point de vue, montrent un phototropisme positif et nagent activement vers la surface. Par contre certaines espèces, dont *Styela partita* et *Molgula citrina*, se montrent indifférentes à la lumière. Elles montent en surface grâce à un géotropisme positif (Grave 1944) (1).

Les œufs de *Microcosmus* de Banyuls-sur-Mer ont une densité moindre que celle de l'eau de mer, ils vont donc venir se développer en surface.

Mais les têtards de huit espèces sur treize des espèces phototropiques positives citées plus haut développent une réponse négative à la lumière dans la dernière partie de leur vie pélagique, au moment où elles recherchent un lieu de fixation.

Grave 1920 (2) et Dybern 1962-1963 (3) ont montré que les larves de *Ciona intestinalis* et *Amaroucium pellucidum* « clearly prefer to settle in the dark portions of the micro-aquaria ».

La couleur du substrat semble jouer un rôle important dans les conditions de fixation des larves de nombreux invertébrés marins mais cet aspect de la biologie des têtards d'Ascidies n'a jamais été étudié.

La composition spectroscopique de la lumière ne semble pas influer dans le cas des *Pyuridae*. En effet, pour *M. sabatieri* si la quantité de lumière peut être considérée comme équivalente à 15 m sur une surface horizontale et à 3 m sur une surface verticale exposée au nord, la qualité de la lumière est différente.

Nous devons néanmoins faire une remarque à ce sujet. Des études citées par Thorson 1964 démontrent que chez certains Hydraires, Bryozoaires, et chez les Crustacés les réactions de phototropisme étaient plus intenses en lumière bleue et verte entre 4 600 et 5 100 Å. A notre connaissance aucune expérience de ce type n'a été tentée sur les Ascidies. Les rayonnements qui éclairent une paroi horizontale à 15 m de profondeur sont presque tous inclus dans ces limites. A trois mètres, sur une face exposée au Nord aucune lumière directe ne sera reçue. Le rayonnement qui éclaire une telle paroi est exclusivement produit par la diffraction des rayons lumineux sur les molécules d'eau. La réfraction de chaque rayon lumineux provoque un allongement de la longueur d'onde des rayons réfractés. Ainsi une lumière indigo se réfractera en bleu, une lumière orangée en rouge qui sera très vite absorbée. La composition spectroscopique de la lumière reçue

(1) Grave (C.), 1944. — The larva of *Styela (Cynthia) partita*. J. Morph., **75**, (173-718).

(2) Grave (C.), 1920. — *Amaroucium pellucidum* (Leidy) form *constellatum* (Verrill). I. The activities and reactions of the tadpole larva. *J. exp. Zool.*, **30**, (241-257).

(3) Dybern (B.-I.), 1962-63. — Biotope choice in *Ciona intestinalis* (L.). Influence of the light. *Zool. Bidr. Uppsala*, **35**, (589-601).

Source : MNHN, Paris

par une paroi verticale non directement éclairée ne sera pas la même que celle reçue par une surface horizontale située à la même profondeur.

Il faut également noter une action de la lumière sur la disposition de certaines *Pyuridae*. La larve d'*Halocynthia papillosa* se fixe toujours dans une orientation précise par rapport à la lumière incidente. Une des faces latérales de l'Ascidie sera exposée à la lumière et l'autre à l'ombre. La face éclairée est indifféremment la face droite ou gauche.

A des profondeurs où les *Pyura* vivent exclusivement sous les surplombs ou dans les fentes, beaucoup d'individus adoptent une disposition pendante alors que plus profondément ils se disposeront avec la face dorsale dirigée vers la surface.

e) Influence de la turbulence et de la turbidité.

La turbulence et la turbidité sont très souvent liées. Elles sont toutes deux très difficiles à évaluer avec précision.

Sur les côtes de la Manche, dans la zone des marées, il est facile, par observation directe, d'apprécier d'importantes variations de turbulence. La houle se brise sur les caps et les bancs rocheux. Nous avons vu (page 141) que dans ces zones vivent des *Pyuridae*. Mais elles se rencontrent toujours dans des fentes ou sous des pierres, là où l'action de la turbulence est très amoindrie. Si l'espèce trouve des conditions favorables au point de vue substrat et lumière dans une zone moins turbulente elle y sera plus abondante.

En Méditerranée deux types de turbulence sont à envisager. L'agitation de l'eau due aux vagues et au ressac et l'influence des courants permanents ou temporaires. L'influence due au déferlement est certainement importante. Dans les zones exposées, les bulles d'air sont entraînées parfois jusqu'à 2 ou 3 m de profondeur. Les zones ainsi agitées apparaissent très pauvres quant à leur faune et leur flore. Nous n'y avons jamais rencontré d'Ascidies. La lumière y est en général intense.

La houle et le ressac provoquent des mouvements alternatifs de la masse d'eau, mouvements qui sont sensibles jusque vers 20 m de profondeur en Méditerranée. Toutes les *Pyuridae* des enrochements littoraux sont soumises sans dommage à ce genre de courants. (Par contre, il est très possible qu'ils aient une influence limitative sur les *Polyclinidae* qui sont soit très rares, soit encroûtantes dans cette zone).

Les courants permanents sont importants sur les fonds chalutables plus profonds de la région de Banyuls-sur-Mer. Nous les avons observés à 90 m et entre 120 et 265 m grâce à la Soucoupe plongeante du Commandant Cousteau. Dans le premier cas (90 m), c'est par une mer assez agitée que la soucoupe a été descendue, vent force 3 du N-NW, mer force 3 avec houle du Nord provoquée par plusieurs jours de tramontane. Ces conditions étaient franchement mauvaises pour l'exploration et auraient rendu impossible le chalutage par un petit bateau. A 90 m, le courant observé était de 0,5 à 1 nœud portant au SE. Ce courant était suffisant pour soulever des « nuages » de particules sur chaque crête des ondulations du fond, et pour provoquer la formation de cuvettes à la base des obstacles fixes : Alcyons ou *Microcosmus sabatieri*. Normalement les *Microcosmus* vivent dressés sur ces fonds. Le courant était ou avait été assez violent pour en renverser un certain nombre. Les exemplaires dressés avaient leurs siphons ouverts. Les exemplaires renversés étaient, eux, contractés.

Source : MNHN, Paris

La turbidité, elle aussi, va jouer un rôle important. Les Ascidies sont des animaux filtreurs. Il faudra donc une turbidité suffisante pour apporter la quantité de nourriture nécessaire aux *Pyuridae*. L'augmentation de turbidité peut provoquer des troubles de comportement. Si l'on mélange une masse de vase à l'eau d'élevage des *Pyuridae*, on observe la fermeture des siphons et la contraction des animaux, à partir du moment où le nuage de particules atteint les siphons. Cette contraction peut durer plusieurs heures. Il nous a malheureusement été impossible de poursuivre cette expérience, la faune associée qui recouvre toutes les grandes *Pyuridae* meurt en effet très vite; des populations bactériennes se développent ensuite à leur surface et les Ascidies meurent par pollution bactérienne de l'eau.

Dans la nature, un accroissement durable de la turbidité peut provoquer la disparition des peuplements ascidiologiques. Nous avons observé en 1962 les abondantes populations d'*Ascidia* de l'avant-port de Boulogne-sur-Mer, population vivant dans des eaux très polluées (visibilité 50 cm à 1 m). En 1963, des travaux ont été entrepris et des vases fines furent déversées par une drague à proximité de ces populations. Les animaux moururent très vite par asphyxie, les Ascidies n'ouvrant plus leurs siphons. Certains individus avaient la cavité branchiale à demi comblée par la vase. Le film muqueux sur lequel se collent les particules alimentaires ou minérales était tellement épaissi qu'il lui devenait impossible de pénétrer dans l'œsophage.

A Banyuls-sur-Mer, dans les fonds de 90 m, la turbidité exagérée des 2 derniers cm, près du fond, gêne certainement les jeunes *Microcosmus* par un encrassement identique de la branchie.

La turbulence et la turbidité ont incontestablement une influence léthale sur des Ascidies adultes implantées en zone peu favorable, au moment des grandes tempêtes. Mais il est impossible d'observer le comportement des animaux dans ces conditions exceptionnelles.

Dans des conditions moins sévères, ou dans des zones plus favorables à l'espèce, ces deux facteurs jouent certainement un rôle en provoquant des arrêts de développement ou des retards de croissance. Par exemple le phénomène doit exister à Banyuls-sur-Mer où la tramontane peut souffler en tempête durant des semaines entières. Durant de telles périodes, il est probable que les *Pyuridae* fixées dans la zone littorale restent en état de contraction pendant toute la tempête. L'alimentation est très perturbée et la croissance doit s'en ressentir.

f) Influence du substrat sur les *Pyuridae*.

La nature, l'étendue et la densité du substrat offert aux *Pyuridae* présentent une grande importance pour leur répartition.

La nature du substrat conditionne dans une certaine mesure la proportion des espèces de *Pyuridae* que l'on rencontre dans un milieu donné. Dans ce chapitre concernant les rapports des *Pyuridae* avec le milieu, nous avons cité un certain nombre d'espèces européennes qui colonisent les milieux à forte granulométrie : *P. tessellata*, *M. claudicans*, *M. vulgaris*.

Les deux premières ne vivent pas exclusivement dans ces milieux. S'il existe des fonds rocheux à une profondeur et dans des conditions favorables à l'espèce, elles se fixent, mais jamais en aussi grande abondance que dans la zone meuble voisine. *M. vulgaris* semble, pour sa part, préférer

Source : MNHN, Paris

les milieux rocheux. A Naples, il vit dans la partie profonde du coralligène. A Banyuls-sur-Mer, nous avons pu entrevoir avec la soucoupe plongeante (Plongée 52) à 155 m un bloc de rocher absolument couvert par cette espèce. Malheureusement il nous a été impossible de l'observer de près, la soucoupe ayant été entraînée par la pente et le courant. Certains chalutages effectués sur le plateau du Balendreau par 120 m de profondeur ont remonté des dalles rocheuses recouvertes par cette espèce (plusieurs centaines d'individus par m^2).

Dans les deux premiers cas (*P. tessellata* et *M. claudicans*) il semble que ces espèces préfèrent les milieux en partie meubles aux milieux rocheux stricts. Ceci est peut-être dû à un phénomène de compétition interspécifique, les milieux solides voisins étant surtout occupés par *P. microcosmus*. Pour *M. vulgaris*, à la profondeur où il vit, il n'y a plus guère de compétition avec d'autres *Pyuridae*, et les rochers lui servent de support.

L'étendue ou la fragmentation du substrat va limiter certaines espèces. Nous avons constaté l'impossibilité pour les *Pyuridae* de se fixer sur une surface vivante. Dans les zones infralittorales, il est parfois difficile de trouver une surface libre. *M. sabatieri* dans les enrochements côtiers se fixe le plus souvent sur la tunique d'un autre *Microcosmus*, mais d'autres substrats lui conviennent aussi : le rocher nu lorsque cela est possible, des coquilles mortes de Mollusques comme les Vermets, et le plus souvent des thalles morts de Lithothamniées ou de Mélobésiées. Dans l'herbier, sur les mattes de Posidonies, ou dans les enrochements, la surface utilisée par la larve est souvent trop petite ou trop fragile et la *Pyuridae* ne peut s'y développer correctement, risquant même de se décrocher.

Les plongeurs sportifs ou les chasseurs sous-marins ont remarqué depuis longtemps que si l'on veut décrocher un *Microcosmus* il faut prendre par surprise un animal bien étalé. Nous avons aussi remarqué ce phénomène, probablement dû à un durcissement général de la tunique provoqué par la rétraction complète de l'animal inquiété et peut-être aussi par la ventouse formée entre la tunique et la surface de fixation.

Enfin, l'étendue du substrat offert aux *Pyuridae* va jouer un rôle important dans un phénomène complexe : les interrelations entre la surface totale du substrat et la répartition et l'abondance des *Pyuridae*. Ceci semble une vérité de M. de La Palice. Examinons la répartition de *M. sabatieri* à Banyuls-sur-Mer.

Deux milieux principaux abritent cette espèce : des enrochements littoraux considérables formant le réservoir de l'espèce, ainsi que les fonds chalutables du Golfe du Lion.

Dans les enrochements littoraux, l'espèce est très abondante. Les œufs sont émis dans l'eau de mer et viennent accomplir leur développement en surface. Par beau temps, le vent souffle du Sud-Est et provoque un courant de vent qui s'ajoute au grand courant permanent Sud-Nord qui remonte le long de la côte catalane. Les embryons et les têtards vont donc être entraînés en grande partie vers le nord et vers le large.

Une partie des têtards vont à la fin de leur développement se trouver au-dessus des fonds meubles à coquilles et à mâchefer et s'y fixer. Cette première zone, devant le cap Béar ou Collioure, sera très riche en *Microcosmus* et tous les substrats possibles seront utilisés. Les œufs de ces populations vont être à leur tour entraînés plus loin, là où les substrats durs sont plus rares et plus dispersés. Il ne reste plus qu'un ou deux points

Source : MNHN, Paris

possibles par 100 m². La fréquence des supports étant trop faible, malgré la quantité de larves, une partie seulement des coquilles ou des cailloux sera utilisée par les *Microcosmus*, en fonction de la probabilité de rencontre d'un support.

Il existe donc un double phénomène.

— Une population de *Microcosmus* vivant sur un milieu à substrats trop dispersés, n'occupe pas toute les surfaces disponibles. La dispersion des surfaces limite l'extension de l'espèce. Cela est probablement dû à la durée limitée de la vie larvaire comme cela a été démontré pour d'autres espèces. La métamorphose s'effectue alors, même si le têtard ne peut se fixer. Mais la jeune Ascidie ainsi formée ne peut survivre sans support.

— Une zone favorable par la densité des supports accessibles, mais balayée par un courant, ne peut être colonisée abondamment que si un réservoir d'adultes existe en amont du courant. En effet, les larves autochtones seront déviées au-delà de la zone considérée. Ainsi à Banyuls-sur-Mer, sur les fonds chalutables deux zones seraient favorables à la fixation des *Microcosmus*. La zone de cailloutis du Canet à 10 miles au Nord du Cap Béar et la zone de la « Ruine » 11 miles à l'Est de Béar. La direction générale du courant portant au Nord, la zone du Canet abrite de très nombreuses Ascidies alors qu'elles sont rares à la Ruine.

Nous observons le même phénomène lorsque nous envisageons les populations d'épibiotes vivant sur les *Microcosmus*.

g) Dispositions d'un individu par rapport au fond.

L'observateur qui récolte les *Pyuridae* dans leur milieu est tout de suite frappé par leur position sur le fond. Cette position est liée à un certain nombre de facteurs dont certains sont difficiles à identifier à première vue.

— *Halocynthia papillosa* n'a jamais été rencontrée que sur les fonds rocheux, l'herbier à Posidonies, ou le coralligène, de 5 à 40 m de profondeur à Banyuls-sur-Mer. Le plus souvent cette espèce vit fixée par paquets de trois à six individus au fond d'une anfractuosité de rocher. *H. papillosa* dans ces larges fissures forme généralement la bissectrice de l'angle. Ses siphons sont dressés étendus. L'une de ses faces, celle qui est exposée à la lumière, est plus colorée.

Dans le coralligène, elle vit souvent à la limite entre le fond meuble et les blocs de Lithothamniées. Elle ne semble pas être influencée par la proximité du sédiment.

— *Pyura dura* vit dans les cavités des enrochements infralittoraux, de 8 à 15 m de profondeur. A Banyuls-sur-Mer, nous ne l'avons rencontrée que très solidement fixée sous les surplombs. A faible profondeur, dans des zones plus sombres, on peut la trouver à la face inférieure des rochers. Pérès a décrit cette espèce sous le nom de *Pyura vittata* dans les grottes de la région de Marseille. Il s'agit donc d'une espèce sciaphile. Sa tunique ne présente pas de différences de coloration entre les faces exposées à l'ombre ou à la lumière. La tunique très dure de cette espèce peut servir de support à l'Alcyonnaire : *Paraerythropodium coralloïdes* dont de nombreuses petites colonies se distinguent facilement par leur coloration.

— *Microcosmus polymorphus* et *M. nudistigma* vivent, eux aussi, dans les enrochements infralittoraux et dans l'herbier à Posidonies. *M. polymorphus* est l'espèce qui peut monter le plus haut dans les fissures. Les

Source : MNHN, Paris

deux espéces se disposent le plus souvent avec les deux siphons tournés vers la surface, la ligne intersiphonale restant horizontale. *M. nudistigma* peut se coller par ses faces latérales. *M. polymorphus* dans l'herbier à Posidonies est souvent entièrement recouvert de débris.

Le *M. claudicans* à Banyuls-sur-Mer semble vivre dans ces mêmes conditions. Parmi les trois exemplaires que nous avons trouvés, deux se répartissaient dans l'herbier, un dans les enrochements.

— *M. sabatieri* se rencontre aussi bien sur les fonds rocheux littoraux et le Coralligène, que sur les fonds vaseux et sablo-vaseux de la partie chalutable du plateau continental.

Sur les fonds meubles, sa disposition est très particulière. L'Ascidie se présente toujours le corps dressé, le siphon buccal éloigné du sédiment. Le siphon cloacal, est lui, à un niveau quelconque. Si les *Microcosmus* sont disposés en paquets, comme cela arrive souvent, la disposition caractéristique ne se retrouve que pour l'Ascidie fondatrice du groupe. Les autres, surtout celles qui sont fixées á des niveaux moyens sur le bloc, peuvent se disposer dans n'importe quelle position et avoir en particulier les deux siphons á la même hauteur.

Il arrive souvent, pour des raisons diverses (courant violent, passage d'un bras de chalut), que les *M. sabatieri* soient renversés sur le fond. Nous avons pu en observer par 90 m de fond au cours de la plongée n° 48 de la soucoupe. Dans ce cas, le siphon buccal se dévie de l'axe du corps et s'étend vers la surface. Nous avons pu observer en aquarium des tentatives de redressement des *Microcosmus* par des contractions différentielles du du corps. Les exemplaires de *M. sabatieri* remontés par les chaluts montrent souvent la croissance différente des deux faces du corps qui tend á redresser les Ascidies.

Nous avons pu observer également chez *M. sabatieri* des formes de résistance à l'envasement. Sur la vase, la tunique de l'animal ne croît que dans la partie antérieure du corps et le *Microcosmus* se hisse à l'intérieur abandonnant dans la vase une sorte de pédoncule fait des deux faces de la tunique accolées l'une à l'autre. Nous avons pu constater l'existence de « pédoncules » de 11 cm de long.

Dans les enrochements littoraux, la position du *M. sabatieri*, dans les zones où la lumière lui est favorable, n'est pas déterminée. L'animal est en général fixé par la face postéro-ventrale du corps, les siphons à peu près au même niveau par rapport á la surface de fixation. Ceci est d'autant plus curieux que la disposition est trés stricte sur un fond meuble.

Dans le coralligène, contrairement à ce que l'on pourrait penser, *M. sabatieri* est peu abondant et toujours fixé loin des sédiments qui s'accumulent entre les blocs.

Quels sont les facteurs qui peuvent commander cette disposition ?

Nous avons déjà remarqué la turbulence élevée des fonds chalutables de la région de Banyuls-sur-Mer observée au cours des plongées en soucoupe. Les courants au voisinage du fond sont beaucoup plus importants qu'on ne pouvait le croire. Ils ont été directement observés par des conditions atmosphériques médiocres (p. 146).

Leur effet se fait également sentir par beau temps. Il est souvent difficile de maintenir les chaluts au fond et l'angle formé par la direction de marche du bateau et les câbles du chalut est souvent important. Dans les conditions franchement défavorables : tramontane violente et prolongée,

Source : MNHN, Paris

ou vent d'Est, les conditions doivent, dans les fonds, être très sévères, mais l'état de la mer interdit toute mesure et toute observation.

La turbulence au voisinage des fonds provoque une augmentation sensible de la turbidité des trois derniers centimètres. Le tube digestif des *M. sabatieri* ramenés par le chalut et ouverts immédiatement est bourré de débris d'origine minérale. Il est probable qu'un accroissement de la turbidité risquerait d'engorger la branchie et le tube digestif. De plus, le nuage de particules minérales soulevé par le courant a un effet abrasif certain sur la base de la tunique. Les épibiotes y sont sensibles (p. 146).

La disposition du *M. sabatieri* semble essentiellement commandée par la proximité du sédiment. Nous avons déjà vu, qu'à notre avis, les populations des fonds meubles sont originaires des zones rocheuses infralittorales.

Nous avons déjà parlé de l'augmentation de la turbidité au voisinage du sédiment, provoquée par les courants de fonds (p. 146). Le siphon buccal des *M. sabatieri* se dresse au-dessus de cette couche très chargée en particules minérales.

En plus de ces facteurs physiques, deux autres phénomènes sont à envisager :

— la diminution de la teneur en oxygène dissous au voisinage du sédiment est un phénomène bien connu. Cette diminution est souvent considérable ;

— la teneur de l'eau de mer en bactéries croît énormément dans les derniers centimètres au-dessus du sédiment. L'interphase eau-sédiment, riche en bactéries, forme une pellicule qui est mise en suspension par les courants de fond. En aquarium, nous avons pu observer un allongement des siphons des *Microcosmus* lorsqu'ils sont déposés sur un milieu riche en bactéries.

Nous pensons que c'est une combinaison de ces quatre phénomènes, et surtout de la turbidité et de la teneur en bactéries qui impose aux *M. sabatieri* leur disposition particulière sur les fonds meubles.

Cette action de la proximité du sédiment se retrouve au niveau du contact entre les roches et les fonds meubles. On peut observer en plongée une brusque diminution de la couverture animale sur la roche à ce niveau.

La quantité de *Microcosmus* fixés sur les parois rocheuses commence à décroître à 50 cm du sédiment et est presque nulle à 40 cm. Seul *Halocynthia papillosa* vit dans ce milieu.

Dans certaines cuvettes sous-marines situées devant le laboratoire de Banyuls, la quantité de micro-organismes est considérable : des colonies de bactéries réductrices sont visibles à la surface du sédiment. Sur les bords de ces cuvettes la faune est rare, clairsemée. Les *Pyuridae*, en particulier ne s'approchent pas à moins d'un mètre de ces fonds.

L'espèce qui vit normalement sur les fonds chalutables : *Microcosmus vulgaris*, a, elle aussi, une disposition spécifique par rapport aux sédiments. Nous l'avons observé entre 120 et 265 m sur la face Ouest du Rech Lacaze-Duthiers grâce à la Soucoupe plongeante. *M. vulgaris* vit fixée, soit sur une coquille, soit sur un galet ou un rocher, mais le plus souvent elle s'ancre directement sur le fond grâce à un bouquet de rhizoïdes. La partie du corps située entre les siphons est alors horizontale. Le très long siphon buccal de cette espèce se dresse d'abord nettement au-dessus du corps de l'Ascidie puis la partie blanche, fine et invaginable du siphon s'étend horizontalement.

Source : MNHN, Paris

L'ouverture du siphon s'oriente pour faire face au courant avec un diamètre maximal.

Cette disposition est parfois réalisée grâce à d'extraordinaires contorsions du siphon buccal.

Si le *M. vulgaris* est renversé sur le fond, le siphon buccal est dressé de toute sa longueur et s'oriente dans n'importe quelle direction.

Nous avons observé cette même espèce normalement à Banyuls-sur-Mer de 50 à 60 m devant le cap Béar jusqu'à 200 m. La densité maximale d'individus s'observe entre 120 et 150 m. Dans le fond d'un bras du rech. A 265 m nous avons pu observer un peuplement de *M. sabatieri*, *M. vulgaris*, *Echinus acutus* et *Cidaris*. Toutes les Ascidies de ce peuplement étaient renversées mais bien vivantes. Cette population provient de la bordure du plateau continental ou de la pente du canon. Toute cette faune a été entraînée par le courant important qui descend les pentes du rech. Au cours de la plongée nous avons observé un *Cidaris* en train de tomber en roulant sur la pente.

— Une autre espèce, *Pyura microcosmus* vit à Banyuls, fixée sur les roches du rech, ou sur les *M. vulgaris*. Le seul exemplaire observé « in situ » avait les siphons étalés et orientés face au courant.

— Les deux exemplaires de *M. savignyi* de Banyuls-sur-Mer ont été récoltés sur la tunique de *M. sabatieri* à 90 m et à 120 m de profondeur.

Aucune orientation astronomique n'a été observée chez les Ascidies des fonds meubles.

A Roscoff, la disposition par rapport au fond des *Pyuridae* paraît moins nette. Les plongées devant s'effectuer à partir d'un bateau aux étals de pleine ou de basse mer ont été plus rares et tous les types de fonds à *Pyuridae* n'ont pas été explorés.

Nous avons pu observer la disposition de deux espèces.

Pyura microcosmus, que l'on peut trouver dans la zone des marées, vit dans trois types de milieux bien différents.

1) Sur les stipes et entre les crampons de *Laminaria hyperborea*. Dans ce cas l'espèce est fixée par sa face ventrale perpendiculairement à la stipe.

2) Sur les fonds à coquilles mortes (château du Toro) en concurrence avec *Microcosmus claudicans* et *Pyura tessellata*.

Les deux premières espèces préfèrent la face supérieure de la coquille, *P. tessellata* la face inférieure. Mais il arrive souvent que *P. microcosmus* vive également sous les coquilles. Dans ce dernier cas les colorations souvent vives (rouges, oranges et jaunes) de cette espèce sont beaucoup plus ternes.

3) Nous avons pu observer, partout où existent des éboulis de gros blocs, des *P. microcosmus* situées sous ces blocs, les siphons très étendus (Paradis — Grandes Fourches — Astan) même si les blocs sont au contact du sédiment.

Enfin, la plus petite espèce connue de *Pyuridae* non interstitielle, le *Bolteniopsis prenanti*, a été observée et récoltée pour la première fois en grande abondance par 35 m en dessous du 0 des cartes marines sous la bouée d'Astan.

B. prenanti vit dressée sur son pédoncule. Le pédoncule étant perpendiculaire au substrat. C'est-à-dire que si le *Bolteniopsis* est fixé sur une surface verticale le pédoncule sera horizontal. Cette espèce vit par paquets d'une vingtaine d'individus sur des surfaces rocheuses de l'ordre du décimètre carré. Les groupes d'individus sont éloignés les uns des autres. Entre

Source : MNHN, Paris

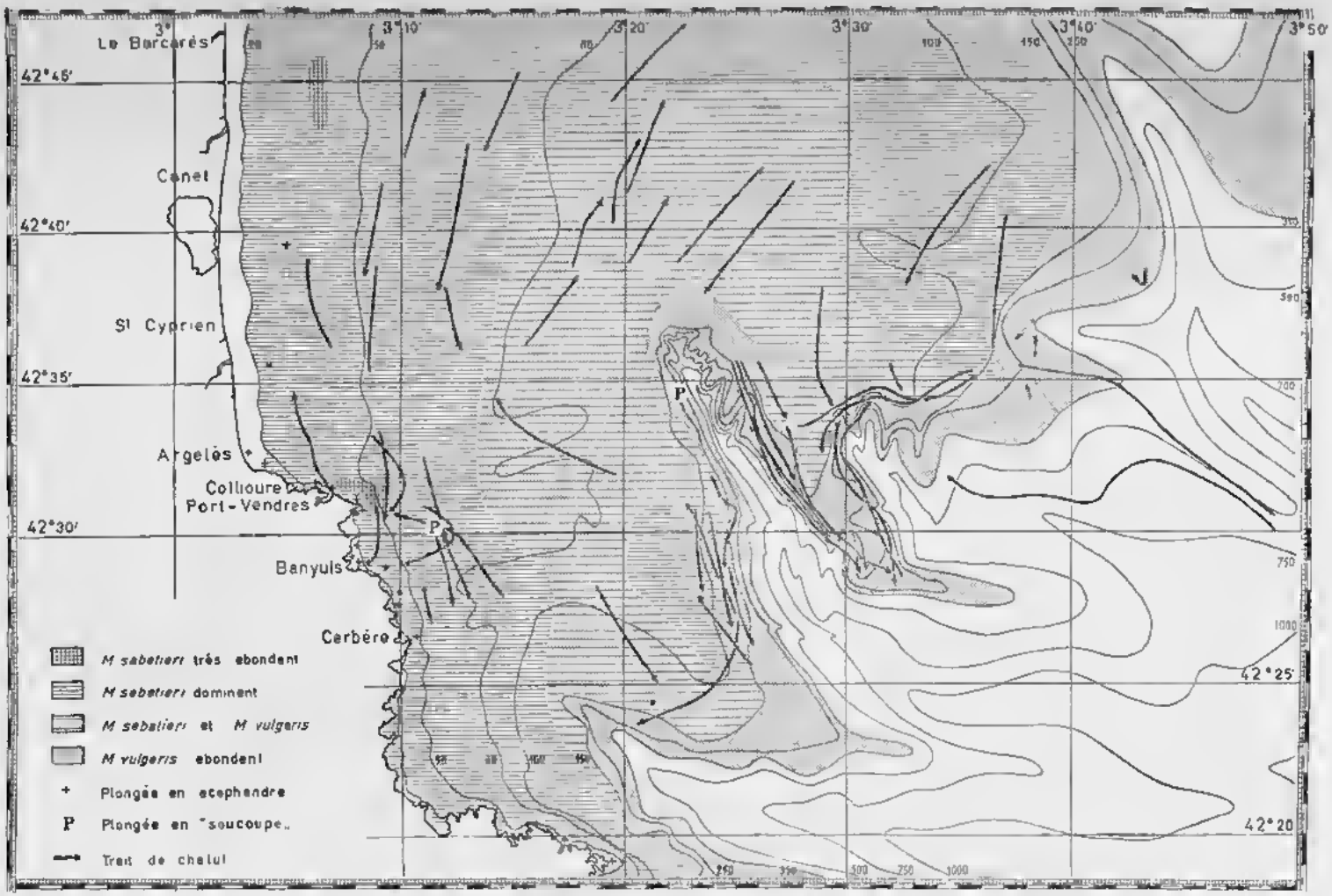

FIG. 42. — Carte de la partie sud du golfe du Lion.

Source : MNHN, Paris

eux on peut observer, mais moins fréquemment, des individus isolés. L'espèce semble vivre au voisinage du sédiment meuble, mais ceci n'est peut-être dû qu'aux conditions particulières à la station d'Astan. De toutes façons, la partie inférieure du rhizoïde est fixée sur la roche, jamais sur le sable.

La position sur le fond, telle que nous l'avons observée ne correspond pas à l'idée que l'on se faisait de la disposition des espèces pédonculées. La torsion du pédoncule décrite par Hanant est un artefact provoqué par le mode de récolte : « le faubertage ». De vieux filets maillants à sardines sont traînés sur le fond, les *Bolteniopsis* se prennent dans les mailles et sont arrachés par traction au niveau de la partie distale du pédoncule. Nous estimons probable que d'autres espèces pédonculées telles que *Boltenia ovifera* ou les *Culeolus* vivent également dressées sur le fond et fixées à un support dur.

Nous avons également pu observer dans leur milieu *Cratostigma gravellophila*, *Heterostigma fagei* et *H. gonochorica*.

La première espèce vit à l'anse du Troc à Banyuls-sur-Mer complètement enfouie dans le sédiment grossier, seuls les siphons affleurent la surface et s'ouvrent en ressemblant à des siphons de Lamellibranches.

Les *Heterostigma* ne sont jamais visibles sur le sable, nous n'en avons jamais vu malgré des recherches très attentives. Le plongeur très lesté se pose sur le fond le plus délicatement possible et observe quelques décimètres carrés de sable en restant parfaitement immobile, mais il ne distingue rien. Par contre, si on soulève le sable à 50 cm au-dessus du fond et qu'on l'éparpille, les *Heterostigma* deviennent visibles, elles apparaissent comme de petites boules pourvues d'un rhizoïde qui retombent moins vite que les grains de sable. Ces dernières espèces vivent dans l'épaisseur du sédiment.

h) Phénomènes d'attirance intraspécifique, « Gregariousness Phenomenon ».

« By « gregariousness » we here understand that larvae of several sessile intertidal animals, viz. barnacles, serpulids, oysters, and ascidians, will not settle readily, unless they come into contact with settled specimens of their own species or at least with fragments of such earlier settled specimens » Thorson 1964 (1).

L'influence de ce facteur doit entrer en ligne de compte pour expliquer la répartition des Ascidies dans un fond donné. Ce phénomène a été étudié pour les Cnidaires, les Polychètes, les Cirripèdes et les Ascidies (Thorson 1964).

Depuis quelques années les Écologistes renoncent à appliquer à la biologie marine une simple traduction des règles de l'Écologie terrestre. Les phénomènes biochimiques et épidémiques ont été beaucoup trop négligés. A la suite de Thorson 1964 (2) et Delamare-Debouteville 1960 (3),

(1) Thorson (G.), 1964. — Light as an ecological factor in the dispersat and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia.*, 1, n° 1, (167-208).

(2) Thorson (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Medd. Komm. Havundersg. Kbh*, Ser. Plankton, 4, (1-523).

(3) Delamare Debouteville (C.), 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Vie et Milieu*, supp. 9, (1-740).

Source : MNHN, Paris

nous attachons la plus grande importance aux phénomènes de cet ordre.

Nous avons pu constater l'influence de ce facteur sur les populations de *Molgula manhattensis* (sensu lato) à Wimereux, de *Bolleniopsis*, de *Dendrodoa grossularia*, de *Molgula occulta* à Roscoff et de *M. vulgaris* à Banyuls-sur-Mer.

Il est souvent difficile de faire la part de ce phénomène. Dans la zone des marées, ou dans l'infralittoral la faune est exubérante. Toutes les surfaces possibles sont généralement occupées. Là les autres facteurs : lumière, orientation, nature du substrat contribuent à rendre ce substrat hétérogène pour une larve d'Ascidie (1).

Mais sur les sédiments meubles, ou à des profondeurs déjà importantes beaucoup de facteurs écologiques sont constants. Il est à ce moment possible de tenir compte du « gregariousness phenomenon ».

Les observations que nous avons faites à ce sujet concernent plusieurs espèces : les *Bolleniopsis* de Roscoff, par 40 mètres de fond, apparaissent groupés en touffes de 30 à 40 individus sur un décimètre carré. Les touffes sont éloignées les unes des autres de plusieurs mètres. Certains individus isolés vivent entre les touffes.

— Sur les fonds de sable, les Molgules sont habituellement accumulées par paquets denses.

— Au cours d'une plongée en soucoupe nous avons observé à Banyuls-sur-Mer sur le rech Lacaze-Duthiers entre 120 et 150 mètres de profondeur des zones de quelques dizaines de m² sur lesquelles vivaient une centaine de *Microcosmus vulgaris;* ces zones sont distantes de plusieurs centaines de mètres.

L'aspect du fond est absolument semblable là où vivent des *Microcosmus* et entre ces zones. Nous avons observé ce phénomène au même endroit pour de grands *Plumulariidae* (Hydraires) et pour le Mollusque *Arca tetragona.*

La découverte, par Ritter en 1907 de 150 *Balhypera ovoida* dans une même station de la côte Pacifique des U.S.A. correspond certainement à une accumulation d'individus due à ce phénomène.

L'influence du « gregariousness phenomenon » sur la répartition et la biologie des fonds meubles profonds des océans, là où la vie n'occupe pas la totalité des espaces disponibles nous semble fondamentale.

Les études qui ont été faites sur ce phénomène sont surtout descriptives. Pourtant, certaines expériences ont été effectuées.

---

(1) Je pense que ce n'est pas dans la zone des marées, beaucoup trop hétérogène au point de vue des facteurs écologiques qu'il faille tenter de définir même expérimentalement le « gregariousness phenomenon ». Des fixations de larves pélagiques d'animaux fixés ont été tentées en aquarium mais un grand nombre de facteurs sont alors perturbés (en particulier la lumière).

Par contre, l'observation, la mesure et l'expérimentation directe dans la zone infralittorale profonde sont faciles grâce aux techniques de plongée. Sur les fonds meubles à plus grande profondeur, les engins d'exploration tels que la « Soucoupe plongeante », et la « Troïka » photographique, trouveront là une de leurs utilisations majeures. En particulier, j'estime que la « Soucoupe plongeante » utilisée systématiquement sur les fonds chalutables dans le but de définir les groupements d'espèces fixées et leurs interactions sur la faune vagile et semi-vagile peut apporter des renseignements neufs et fondamentaux sur l'économie des fonds de pêche. J'envisagerai dans le chapitre suivant quelques aspects de ces possibilités.

Source : MNHN, Paris

Glaser et Anslow 1949 (1) ont démontré que l'eau de mer dans laquelle des larves se sont déjà métamorphosées active la métamorphose des nouvelles larves que l'on y place, et qu'un enrichissement de l'eau de mer en ions cuivre accélérait la métamorphose (Berthold et Mast 1944) (2), Gnave 1941 (3). Glaser et Anslow émettent alors l'hypothèse que la métamorphose des larves enrichirait le milieu en cuivre et ainsi faciliterait la métamorphose de nouvelles larves.

Cette hypothèse nous paraît très discutable. Il paraît certain que l'attraction des larves par des spécimens de la même espèce déjà fixés est due à une attraction chimique. Certains corps peuvent accélérer ou freiner la métamorphose. Mais il nous semble extrêmement douteux que seul le cuivre entre en jeu comme substance attractive. Dans ce cas des larves de toutes les espèces d'Ascidies se fixeraient au même point.

Nous ne pensons pas que seules des larves en cours de métamorphose ou récemment fixées aient ce pouvoir attractif. Nous sommes donc conduit à penser à des substances spécifiques dont l'étude reste à faire à la suite des travaux de Wilson et de Jägersten.

i) Considérations écologiques générales

Nous venons de définir la nature et les limites d'action de quelques facteurs importants pour expliquer la répartition des *Pyuridae* en un lieu donné. A notre sens, les principaux sont la lumière, la nature et l'étendue des substrats durs accessibles et la proximité du sédiment.

L'ensemble de ces trois facteurs va déterminer un certain nombre d'emplacements possibles, favorables à l'implantation des Ascidies. C'est alors que les facteurs épidémiologiques interviennent pour « forcer » le choix des larves.

Il est même possible, après avoir mesuré les besoins des larves, de préciser quels sont les points les plus favorables à l'espèce.

Le biologiste de terrain ou le plongeur sait bien que les espèces ne prospèrent pas exclusivement là où les conditions sont les plus favorables, mais là où elles sont suffisantes pour assurer la vie au moins végétative de l'espèce. Ceci nous prouve que le hasard joue énormément au moment de la fixation des larves. Ainsi une population dense peut s'installer dans des conditions difficiles. Nous avons vu que les conditions hydrologiques générales peuvent avoir des actions parfois subtiles sur la répartition d'une espèce en gratifiant certaines zones d'un apport massif de larves (*M. sabatieri* à Banyuls-sur-Mer).

C'est donc avec une extrême prudence que l'écologiste, muni de données sur les exigences d'une espèce, pourra tenter d'établir une synthèse de ces données et préciser ce qui est le résultat le plus évident de l'action des facteurs écologiques, c'est-à-dire la répartition d'une espèce dans un milieu donné.

---

(1) Glaser (O.) et Anslow (G. A.), 1949. — Cooper and Ascidian metamorphosis. *J. exp. zool.*, **111**, (117-139).

(2) Berthold (L. M.) et Mast (S. O.), 1944. — Metamorphosis in the larva of tunicate, *Styela partita*. *Biol. Bull.*, **87**, (166).

(3) Grave (C.), 1941. — Further studies of metamorphosis of ascidian larvae. *Biol. Bull.*, **81**, (286-287).

Source : MNHN, Paris

Il se heurte alors à un autre facteur écologique, peut-être le plus mal connu de tous : les influences interspécifiques.

A notre connaissance aucun écologiste n'a encore sérieusement abordé ce problème en milieu marin. Les chaînes alimentaires, les relations entre les individus d'une espèce, ses prédateurs et ses parasites ont été étudiés. Or, plusieurs observations ou remarques prouvent qu'il existe une interaction interspécifique entre des animaux fixés.

Des études abondantes ont été effectuées sur les « communautés benthiques » ou les « associations de la faune fixée ». Il a été possible de définir des espèces « préférantes », « accessoires », etc. Mais à notre avis, dans la majorité des cas, le problème a été mal posé. Selon la méthode classique l'observateur reconnaît intuitivement l'une de ces associations. Il l'étudie avec rigueur en appliquant un certain nombre de règles de prélèvement, de comptage, et d'évaluation. Il obtient une liste d'espèces. Il compare cette liste à ce qu'il connaît des autres milieux et détermine ainsi le degré de fidélité de ces différentes espèces. Ce genre de travail donne au zoologiste des renseignements précieux mais nous ne pensons pas qu'il puisse vraiment contribuer à résoudre le problème implicitement posé : c'est-à-dire de savoir pourquoi telle espèce fait partie de la communauté.

Nous croyons, au contraire, que c'est au niveau de la connaissance de l'espèce qu'il faut faire les recherches. Il faut définir avec beaucoup de précision les besoins des individus. C'est ce que nous avons tenté de faire ici pour les principales *Pyuridae* françaises. On compare la répartition vraie de l'espèce avec les besoins exigés. A ce moment des anomalies apparaissent qui, elles, renseignent vraiment sur les relations entre les peuplements. Ainsi les *Styelidae* se fixent sur les *Pyuridae*, mais nous n'avons pas observé l'inverse. On pourra démontrer que la présence de telle espèce exclura, sans intervention de compétition nutritionnelle ou de prédation, la présence d'une autre.

Il sera alors possible de définir de vraies associations biologiques.

Nous pensons que les Ascidies sont l'un des groupes pour lesquels cette étude est la plus facile.

D'autres facteurs abandonnés à regret parce qu'ils demandent une formation de spécialiste, paraissent avoir également une grande influence en écologie marine : les vitamines dissoutes dans l'eau, les bactéries, les champignons marins et les substances qu'ils sont susceptibles de diffuser dans l'eau de mer, la concentration de certains ions métalliques. Ces facteurs jouent un rôle primordial (« eaux mauvaises » et « eaux favorables » de Wilson 1951).

Source : MNHN, Paris

D. PARASITES ET ÉPIBIOTES DE *PYURIDAE*

La grande taille, l'importance des cavités branchiales et cloacales des *Pyuridae* favorisent une infestation par toutes sortes de parasites. De même la rigidité de la tunique permet l'installation de toute une faune d'épibiotes.

Parasitisme

A l'heure actuelle, nous sommes très loin de pouvoir dresser un tableau de nos connaissances sur les parasites des Ascidies, et la famille des *Pyuridae* n'est pas celle qui a été le plus étudiée.

Seuls les Copépodes de la famille des *Notodelphyidae* ont été recensés dans les mers d'Europe et d'Amérique du Nord. Leur étude est actuellement entreprise au Japon. Leur présence est certaine dans toutes les mers du globe. Les autres parasites n'ont pratiquement été signalés qu'en Europe. Mais le fait le plus grave est que les travaux ont toujours été fragmentaires : un auteur, non bactériologiste, signalera dans une note de deux pages la présence d'une bactérie dans une Ascidie. Aucun travail d'ensemble n'a été entrepris même pour les Ascidies d'une région donnée. Il serait nécessaire que les Ascidiologues travaillent en collaboration avec des spécialistes des groupes parasites et leur fournissent des matériaux.

Toutes les formes de parasitisme connues des Ascidies n'ont pas été recherchées chez les *Pyuridae*. Une liste des parasites de cette famille, seule étudiée ici, serait donc inutile.

Harant 1931 (1) a donné une liste de toutes les formes de parasitisme connues à cette époque. On en a découvert très peu depuis.

On connaît dans les Ascidies les groupes suivants :

Bactéries, symbiotes ou pathogènes.

Champignons : on connaît des *Chytridiales* symbiotes du rein des *Molgulidae*. Ils n'ont jamais été recherchés dans les autres familles.

Algues : des algues monocellulaires vivent dans la tunique commune des Ascidies composées; elles ont été recherchées sans succès chez les Stolidobranchiates.

Rhizopodes : des Amibes (peut-être parasites) sont connues de l'œsophage de *Ciona* à Plymouth.

Flagellés : Ils sont signalés chez *Ciona*.

Ciliés et *Acinétiens* sont abondants sur le tubercule vibratile et la branchie des *Pyuridae*. Leur étude est à entreprendre.

Sporozoaires : les Grégarines sont communes chez toutes les Ascidies, mais la connaissance de ce groupe est fragmentaire.

Cnidaires : Entocrypta huntsmani, hydraire, a été trouvé au Puget Sound (côte pacifique des U. S. A.) fixé sur l'endostyle d'une grande Ascidie indéterminée.

---

(1) Harant (H.), 1931. — Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 8.

Source : MNHN, Paris

Némertes : ils sont souvent abondants dans la cavité cloacale des Ascidies. *Tetrastemma vittatum* infeste 90 % des *Microcosmus sabatieri* de Banyuls-sur-Mer. Cette espèce peut accomplir son cycle entier dans les *Microcosmus*. Nous avons pu observer la ponte, l'embryogenèse et l'éclosion des jeunes.

Turbellariés : nous n'avons jamais rencontré de Planaires dans les *Pyuridae*. Certaines espèces sont citées dans la littérature mais il est impossible de savoir si les spécimens ont été trouvés sur les Ascidies, dans la cavité branchiale ou la cavité atriale.

Annélides : Illg 1958 (p. 469) signale que cinq Polychètes ont été trouvées dans un lot d'Ascidies indéterminées. Dans l'exemplaire de *Microcosmus multitentaculatus* que nous avons décrit nous avons rencontré une dizaine de *Syllidae* dans la cavité cloacale. L'étude de ces Polychètes a été confiée à L. Laubien.

Mollusques : il est fréquent à Banyuls-sur-Mer de rencontrer des Lamellibranches dans la tunique des *Microcosmus*. *Modiolus marmoratus* et *Saxicava* creusent des cavités dans la tunique, mais sans endommager la cuticule externe. Il ne s'agit pas là d'un véritable parasitisme. Nous avons observé de très nombreux Gastéropodes sur la tunique des grandes *Pyuridae*; accidentellement ils peuvent pénétrer dans la cavité branchiale.

Crustacés : ce sont surtout les Copépodes qui parasitent les Ascidies, mais d'autres groupes y vivent.

Cirripèdes : Sluiter 1885 signale un curieux organisme dans *Styela cryptocarpa* d'Indonésie. Il rapproche ce parasite des Cirripèdes ou des Rhizocéphales.

Amphipodes : de très nombreux Amphipodes sont connus chez les tuniciers; mais de véritables parasites présentant une morphologie adaptée n'existent que chez les Thaliacés. Chez les Ascidies ce sont plutôt des espèces libres qui trouvent un abri dans la cavité branchiale. Nous n'en avons jamais rencontré dans les *Pyuridae* alors qu'ils infestent presque à 100 % certaines *Ascidiidae* (*Phallusia mammillata* à Banyuls). Enfin des Amphipodes indéterminés s'abritent dans des dépressions de la tunique analogues à celles produites par les *Modiolus*. Le corps du Crustacé est entièrement inclus dans la tunique, seules les pattes dépassent à l'extérieur et capturent la nourriture par des mouvements analogues à ceux des Balanes. Nous avons observé ces Amphipodes dans les *Botryllus* à Bergen et Plessis nous a signalé un fait analogue dans des Ascidies indéterminées de Nouvelle-Calédonie.

Décapodes : des couples de crevettes *Pontonidae* vivent dans la cavité branchiale de certaines Ascidies. Nous n'en avons jamais rencontré dans les *Pyuridae*. Des crabes *Pilumnus* vivent aussi dans les Ascidies. Ils sont parfois abondants à Roscoff dans *Microcosmus claudicans* et *Pyura microcosmus*.

Copépodes.

Au moins six familles de Copépodes infestent les Ascidies.

— Les **Lichomolgidae** sont de petites espèces vivant constamment dans la cavité cloacale de la plupart des *Pyuridae* où ils ne causent aucun dégât.

Source : MNHN, Paris

— Les **Archinotodelphyidae** Lang 1950, dont l'espèce type infeste *Pyura georgiana*, sont très proches des *Cyclopinidae* libres. Les œufs sont appendus à l'abdomen de la femelle, mais les caractères morphologiques sont très proches de ceux des genres les moins évolués de la famille des *Notodelphyidae* dont tous les représentants vivent dans les Ascidies.

Les trois espèces décrites des deux genres de la famille des *Archinotodelphyidae* infestent des Ascidies américaines. Un représentant de cette famille a été trouvé à Banyuls-sur-Mer par Stock en 1961 dans *Halocynthia papillosa*. Nous l'avons retrouvé dans le même hôte en 1963. Cette espèce est en cours d'étude.

— Les **Notodelphyidae** forment une très importante famille comprenant une trentaine de genres et plusieurs centaines d'espèces vivant toutes dans les Ascidies. Cette famille a fait l'objet d'une révision récente (Illg 1958). Elle est à l'heure actuelle étudiée par de nombreux spécialistes : Illg, Dudley, Bocquet, Stock, Ooishi, Monniot C. Seules les côtes européennes et celles d'Amérique du Nord ont été prospectées. Il est encore beaucoup trop tôt pour tenter une synthèse de nos connaissances actuellement en pleine évolution.

La famille compte certains genres très peu évolués *(Notodelphys)*, libres dans la cavité branchiale et susceptibles de nager activement. D'autres genres rampent entre les plis branchiaux. Enfin, la famille compte de nombreux genres très adaptés à un type d'Ascidie. Certains sont franchement parasites et causent à leurs hôtes des lésions importantes. En particulier, *Ophioseides cardiocephalus* Hesse 1864 (1) vit entre le manteau et la tunique de *Microcosmus sabatieri* et dissout la tunique de son hôte; *Scolecodes huntsmani* (Henderson) 1931 vit souvent en grande abondance dans le vaisseau sous-endostylaire de *Pyura haustor*, et *Kystodelphys drachi* Monniot 1963, dont le mâle seul est connu, forme des kystes dans les sinus longitudinaux de la branchie de *Microcosmus savignyi*.

— Les **Ascidicolidae** ne contiennent qu'une seule espèce : *Ascidicola rosea* Thorell 1858. Seule la femelle parasite les Ascidies. Sa morphologie très adaptée lui permet d'habiter l'œsophage de toutes les Phlébobranches et Stolidobranches de taille moyenne ou grande. Grâce aux longues soies de ses péréiopodes, *A. rosea* s'ancre dans le cordon alimentaire de l'hôte et progresse sur ce cordon au fur et à mesure de sa pénétration dans l'œsophage.

Cette espèce a été citée par de nombreux auteurs qui l'ont trouvée en très peu d'exemplaires. La plupart ne l'ont cherchée que dans la branchie où elle ne se rencontre qu'accidentellement. En réalité, le taux d'infestation des grandes *Pyuridae* peut atteindre 30 à 50 %.

Au cours d'une étude sur la biologie des *Microcosmus* effectuée en 1960-1961 à Banyuls-sur-Mer nous avons rencontré un millier de femelles de *Ascidicola* sans trouver un seul mâle. Dans une collection de *Microcosmus vulgaris* en provenance de Naples nous avons trouvé un mâle et une femelle accouplés dans la cavité branchiale. Ce mâle représente le second exemplaire trouvé et le premier localisé dans une Ascidie.

La description du mâle, donnée par Thorell 1859, correspond en réalité à une jeune femelle. Sars 1921 donne une figuration sommaire d'un mâle

(1) Hesse en 1881 décrivit ce Copépode sous le nom français de Ophioseide cardiocephale non valable (art. 11 b du code de nomenclature). Bate, la même année, dans le « zoological record » latinisait le nom en *Ophioseidus cardiocephalus*.

Source : MNHN, Paris

de copépode trouvé dans un dragage qu'il a rapporté à l'espèce *Ascidicola rosea*. Nous donnons ici (fig. 43) les figurations de tous les appendices des deux sexes.

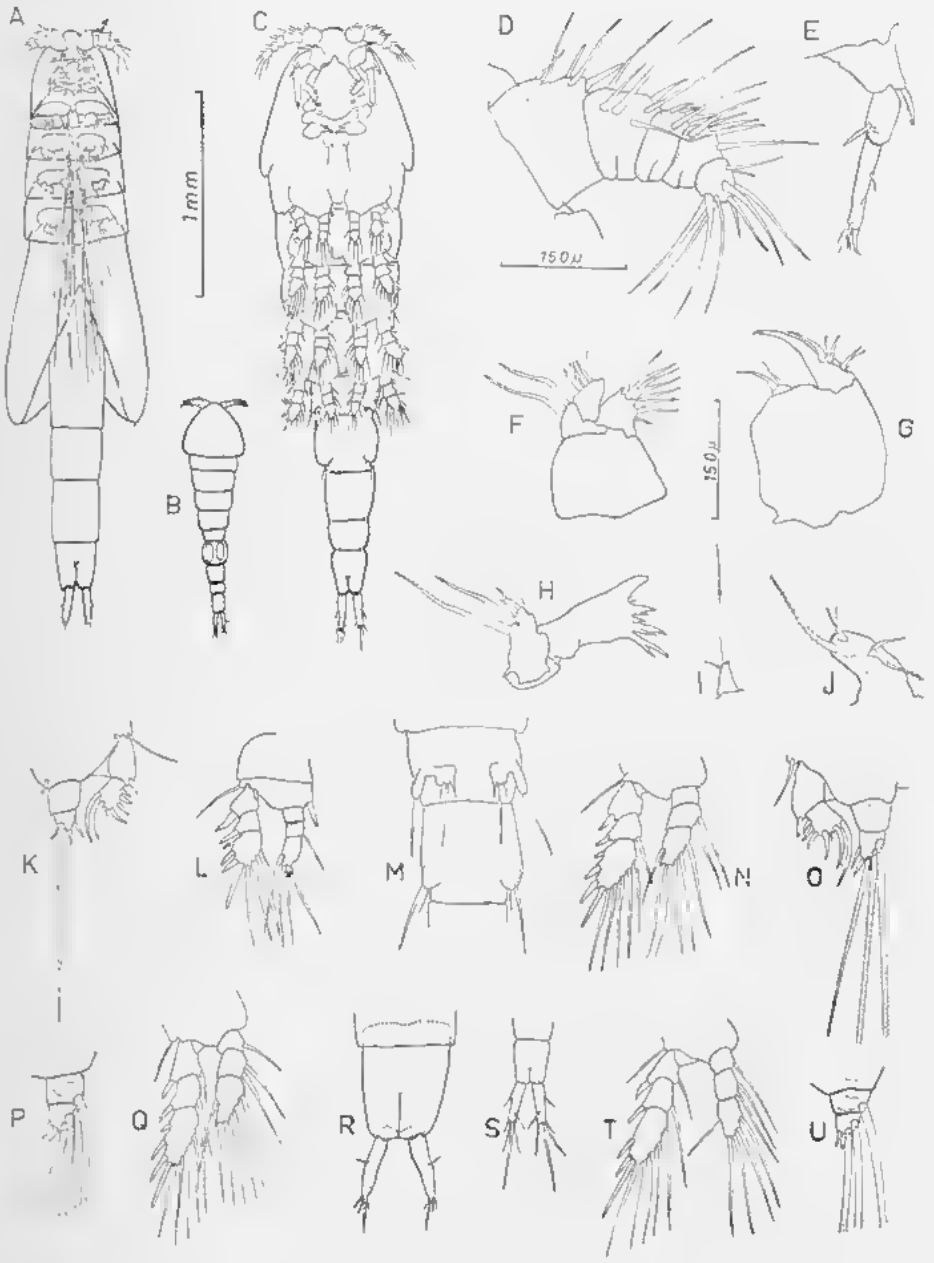

FIG. 43. — *Ascidicola rosea*; A, femelle adulte; B, le mâle à la même échelle; C, le mâle plus grossi; D, antennule ♀; E, antenne ♀; F, maxillule ♀; G, maxille ♀; H, mandibule ♀; I, maxillipède ♀; J, maxillipède ♂; K, P.I. ♀; L,P. I. ♂; M, P.V. et segment génital du ♂; N, P.II. ♂; O, P.II. ♀; P, Endopodite de la P.III.♀; Q, P.III. ♂; R, furca♀; S, furca ♂; T, P.IV. ♂; U, endopodite de la P.IV. ♀.

Source : MNHN, Paris

— Les **Enterocolidae** forment la dernière grande famille de Copépodes inféodés aux Ascidies. Ce sont des animaux vermiformes, à sacs incubateurs appendus aux orifices génitaux, à pièces buccales réduites et souvent disparues. La plupart des genres et des espèces vivent dans l'estomac et l'intestin des Aplousobranches. Il existe néanmoins certaines espèces vivant dans les cavités branchiales des grandes *Pyuridae*.

Nous donnerons un tableau des Némertes et des Copépodes parasites trouvés dans les *Pyuridae* des côtes de France. Les lettres B., N., M. et R. indiquent si l'espèce a été prélevée à Banyuls-sur-Mer, Naples, Marseille ou Roscoff. Certaines espèces d'Ascidies n'ont pas été prélevées en nombre suffisant pour qu'un taux d'infestation valable soit défini. La présence du Copépode est alors indiquée par X.

Heterostigma separ	R	copépode indéterminé	X
Heterostigma fagei	B	*Enterocolidae* indéterminé	X
	B	*Bonnierilla* sp.	X
	B	*Gunenolophorus globularis* Buchholtz 1869 jeunes	X
Cratostigma gravellophila	B	*Gunenolophorus globularis*	100 %
	B	*Enterocolidae* indéterminé	X
Cratostigma regularis	M	*Gunenolophorus globularis*	100 %
Hartmeyeria sp.	B		
Bolteniopsis prenanti	R		
Microcosmus sabatieri	B	Némerte *Tetrastemma flavidum*	90 %
	B	*Lichomolgus* sp.	
	B	*Notodelphys acanthomela* Illg et Dudley 1961	15 %
	B	*Doropygus pulex* Thorell 1859	20 %
	B	*Ophioseides cardiocephalus* Hesse 1864	1 à 5 %
	B	*Ascidicola rosea* Thorell 1859	50 %
Microcosmus vulgaris	B	*Lichomolgus* sp.	1 à 2 %
	B	*Doropygus pulex*	20 %
	N	*Doropygus pulex*	50 %
	B	*Ophioseides cardiocephalus*	50 %
	B	*Ascidicola rosea*	30 %
	N	*Ascidicola rosea*	X
	B	*Enteropsis chattoni* Monniot C. 1961	5 %
Microcosmus polymorphus	B	*Notodelphys echinata* Monniot C. 1961	5 %
	B	*Ophioseides cardiocephalus*	1 à 5 %
	X	*Ascidicola rosea*	1 à 2 %
Microcosmus nudistigma	B	*Notodelphys echinata*	5 %
	B	*Ascidicola rosea*	1 à 2 %
Microcosmus claudicans	R	*Notodelphys cryptopyge* Bocquet et Stock 1960	10 %
	R	*Doropygus pulex*	10 %
	R	*Bonnierilla similis* Illg et Dudley 1961	10 %
	R	*Ascidicola rosea*	5 %

Source : MNHN, Paris

Microcosmus savignyi	B N M *Kystodelphys drachi* Monniot C. 1963	90 %
Pyura microcosmus	R *Doropygus pulex*	5 %
	R B *Bonnierilla similis*	5 %
	B *Lobodelphys elephas* Illg et Dudley 1961	1 à 2 %
	R B *Ascidicola rosea*	20 %
Pyura squamulosa		
Pyura dura	B *Doropygus pulex*	30 %
	B *Bonnierilla longipes* (Kerschner) 1879	X
Pyura lessellata		
Halocynthia papillosa	B *Archinotodelphyidae* indéterminé	X
	B *Ascidicola rosea*	20 %

ÉPIBIOTES (1).

Au cours d'un travail antérieur (MONNIOT C. 1965 (2)), nous avons analysé la faune vivant sur les *Microcosmus sabalieri* dans la partie sud du Golfe du Lion. Plus de 200 espèces d'Invertébrés marins fixés ou semi-vagiles ont été dénombrés, au cours des années 1959 à 1961. Depuis cette époque nous avons complété nos observations à l'ensemble des *Pyuridae* des côtes de France.

A part les *Pyuridae* couvertes de sable ou d'épines externes comme *Halocynthia* toutes sont susceptibles d'être partiellement ou totalement recouvertes d'épibiotes. A dire vrai, nous n'avons jamais rencontré une grande *Pyuridae* adulte qui ne supporte au moins un épibiote.

La couverture des *Pyuridae* dépend entre autres choses de la qualité de la tunique. Ce sont les *Microcosmus* qui se montrent les plus favorables. Nous avons donc axé cette étude sur l'espèce la plus répandue de ce genre *M. sabalieri*.

Avant de pouvoir faire une étude valable de la couverture d'épibiotes des *Microcosmus* et de les comparer à la couverture des milieux rocheux, il est nécessaire de dresser un parallèle entre la tunique de ces Ascidies et les fonds rocheux.

Vis-à-vis des exigences des larves, un fond rocheux présente un certain nombre de caractères.

Un certain nombre de facteurs écologiques qui jouent pour expliquer la répartition des Ascidies vont avoir une influence sur la répartition des épibiotes. En particulier, la proximité du sédiment.

Les *Microcosmus* qui vivent dressés sur les fonds sablo-vaseux vont posséder vis-à-vis de ce caractère une zonation. Par contre, du fait de la croissance de l'Ascidie, les zones tunicales les plus anciennes, les plus stables,

(1) C'est volontairement que nous employons le terme « d'épibiotes » au lieu de celui « d'épibiontes » qui à première vue semblerait plus adapté. Mais, le terme « d'épibiontes » suggère l'existence d'une « épibiose » des *Pyuridae*, comprenant des espèces caractéristiques ou associées. Nous verrons au cours de ce chapitre que les *Pyuridae* se comportent comme un substrat pseudorocheux de remplacement. Il est impossible dans ces conditions de parler « d'épibiose » puisqu'il ne s'agit pas d'une biocénose.

(2) MONNIOT (C.), 1965. — La faune des « Blocs à Microcosmes » des fonds chalutables de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, (sous presse). Ce travail fait partie d'un mémoire inédit présenté en Décembre 1961 à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie Biologique.

Source : MNHN, Paris

	Rochers	*Microcosmus*
La rigidité	Très grande	Grande dans la partie postérieure et ventrale, très réduite dans la zone des siphons.
La stabilité	Très grande	Grande dans la partie postérieure, réduite dans la zone des siphons.
Étendue des surfaces de fixation	Généralement très réduite (la couverture animale approchant souvent de 100 %)	Souvent importante. La croissance de l'Ascidie faisant apparaître des surfaces nouvelles.
Ancienneté des surfaces	Très grande	Très faible.
Présence de cavités	Cavités abondantes	Très peu de cavités à part les dépressions de la tunique, l'espace entre les rhizoïdes et l'espace entre les Ascidies.
Possibilité de creusement du substrat	Considérable	Le creusement est impossible mais la tunique peut être déprimée par des épibiotes.
Action chimique des surfaces	Paraît n'avoir que très peu d'influence sur les animaux fixés	La cuticule externe de la tunique se comporte comme un milieu inerte.

et les plus rigides vont se trouver au voisinage du sédiment. Ainsi, les 211 espèces rencontrées sur les *Microcosmus* se répartissent comme suit :

41 espèces au niveau des rhizoïdes et en contact avec le sédiment;
63 espèces au niveau de la partie postérieure;
118 espèces au niveau de la partie moyenne;
128 espèces au niveau des siphons.

Ces chiffres montrent que sur les fonds sédimentaires la faune épibiote est très nettement limitée par l'influence du sédiment.

Nous avons examiné la faune vivant sur les *Microcosmus* fixés sur les rochers.

Nous n'avons trouvé aucune différence entre la couverture de la roche et celle de l'Ascidie.

Pour l'observateur, en plongée, le *Microcosmus* n'est discernable que grâce à sa forme et à l'ouverture de ses siphons. La continuité entre la faune rocheuse et celle de l'Ascidie est absolue.

Source : MNHN, Paris

Par contre, sur les fonds sédimentaires, la couverture des *Pyuridae* présente certains caractères particuliers.

Nous avons déjà vu que la proximité du sédiment limite l'occupation de la base du *Microcosmus*.

Le manque de rigidité va limiter la croissance de certaines catégories d'animaux, en particulier les Bryozoaires encroûtants et les Polychètes sédentaires à tubes calcifiés.

Le manque de microcavités et l'impossibilité de creuser des galeries dans la tunique vont limiter la faune cavitaire et perforante. En particulier, les Echinodermes cavitaires, les petits Décapodes, les Polychètes errantes, les Polychètes sédentaires perforantes, telles que les *Polydora*, les Lamellibranches sont beaucoup plus rares. Ces espèces ne disparaissent pas complètement car elles trouvent quand même certaines cavités.

Par contre les Hydraires, les Eponges encroutantes sont abondantes.

La microfaune associée à la faune rocheuse est présente. En particulier, les Nudibranches des Hydraires ou des Bryozoaires, les faunules qui creusent les Bryozoaires encroûtants etc., sont trés bien représentés.

De plus, certaines espèces des fonds meubles : Echinodermes, Décapodes, Amphipodes, trouvent, sur les Ascidies, nourriture et abri.

La totalité des 200 espèces relevées sur les « blocs à Microcosmes » sont des espèces vivant normalement sur les fonds rocheux les plus proches, c'est-à-dire à Banyuls-sur-Mer le coralligène.

Les modifications de la composition statistique de la faune fixée sur les *Microcosmus* proviennent exclusivement de l'action de la proximité du sédiment et des différences existant entre l'abondance des micromilieux.

La faune épibiote des *Microcosmus* des fonds chalutables est constituée en grande partie d'espèces réduites ou immatures. Ce fond peut être considéré comme une aire d'expatriation stérile.

L'abondance des épibiotes va, comme celle des *Microcosmus*, dépendre de la proximité de fonds rocheux réservoirs de larves et de la direction des courants.

Ainsi, contrairement á la majorité des animaux marins, les *Pyuridae* qui se fixent sur un substrat ne diminuent pas la taille du substrat, mais en augmentent la surface. Sur les fonds meubles, le phénomène est encore plus important car les *Pyuridae* vont représenter la seule chance de survie d'un grand nombre de larves.

Au cours de la plongée n° 48 de la Soucoupe Plongeante nous avons observé un tel fond. Nous avons constaté l'influence primordiale du « gregariousness phenomenon ». Les *Microcosmus* se disposent par plaques isolées. Dans les zones où se trouvent ces Ascidies et leurs épibiotes, les invertébrés vagiles sont abondants car ils trouvent abri et nourriture sur les « blocs á Microcosmes », alors qu'à quelques dizaines de mètres de là le fond est pratiquement désert. Ainsi, la productivité du fond est concentrée dans de petits espaces où vivent les *Pyuridae*. C'est là que les poissons benthiques viennent se nourrir.

D'après ces observations nous estimons qu'une part trés importante de la biologie des fonds chalutables du Golfe du Lion dépend de la présence des *Pyuridae*.

Enfin, les *Pyuridae*, et en particulier le genre *Microcosmus*, vont avoir un rôle d' « espèces pionnières ». Nous avons vu que les surfaces immergées

Source : MNHN, Paris

telles que les coques de bateaux, les piles des ports, les morceaux de mâchefer, les coquilles mortes servent de support aux *Pyuridae*. La faune de ces substrats va donc être composée d'un petit nombre d'espèces qui peuvent se fixer directement sur les surfaces métalliques ou les coquilles, de *Pyuridae*, et de toute une faune rocheuse fixée à son tour sur les Ascidies. La salissure des coques de bateaux sera donc beaucoup plus rapide dans un port riche en *Pyuridae*.

Cet exemple de l'importance des *Pyuridae* représente un cas extrême. L'influence des espèces de la Manche est plus faible vis-à-vis de la biomasse des fonds, mais il faut toujours en tenir compte.

Il est d'autres régions où les *Pyuridae* semblent prendre une importance pratique, par exemple, dans les Mers japonaises où les *Halocynthia* tiennent le rôle des *Microcosmus* de la Méditerranée, mais nous ne possédons aucun renseignement quantitatif sur cette question.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Lorsque nous avons commencé à étudier les *Pyuridae*, il était évident qu'une révision complète de la famille s'imposait. Pour ce travail, nous avons constitué un fichier. Devant la multiplicité des genres, des espèces aberrantes difficiles à classer, nous avons pensé que cette révision devrait consister à tailler largement dans la famille. Son hétérogénéité semblait telle qu'il paraissait impossible de ne pas la diviser en deux ou trois familles différentes. Beaucoup d'espèces, pensions-nous, devaient être classées dans les *Molgulidae* et les *Styelidae*. Il existait des intermédiaires entre la plupart des genres.

Au fur et à mesure de la découverte d'espèces primitives, leur structure branchiale analysée, un montage de *M. vulgaris* nous a montré l'existence de spirales au sommet des plis (Monniot 1961), un fil conducteur est apparu.

A partir de ce moment, notre optique changea. Tous nos efforts portèrent sur l'évolution branchiale et l'homogénéité profonde de la famille apparut.

Les *Pyuridae* forment un groupe naturel, une famille où presque tous les chaînons de l'évolution branchiale sont découverts, et nous ne perdons pas l'espoir de trouver ceux qui manquent à l'heure actuelle, peu nombreux il est vrai.

L'ensemble de l'évolution branchiale nous apparut comme un très bel exemple d'évolution. Nous avons pu définir l'évolution principale des rameaux détachés du tronc commun, les tentatives d'évolution plus poussées de quelques espèces et les stades finaux très compliqués des grands *Microcosmus* ou des *Pyura*.

Les autres organes ont suivi eux aussi cette même voie ascendante; raphé, gonades, tube digestif se diversifient, se spécialisent.

Après être arrivée au point de complication maximale (genre *Pyura*) l'évolution branchiale ne s'est pas arrêtée et les tentatives de simplification se firent jour. Elles conduisirent aux branchies de *Bolteniopsis*, *Bathypera* et *Culeolus*.

La famille tire son origine de l'hémisphère boréal, son ancêtre était certainement une Ascidie qui pouvait aussi bien se fixer sur le sable que sur les rochers. Sa diversification la conduisit à coloniser les milieux meubles grâce à une lignée dont la taille diminua; la structure branchiale resta simple. Des adaptations très poussées apparurent et conduisirent à des formes très petites spécialisées pour vivre dans les interstices.

Une autre branche acquit une tunique dure et résistante et fit corps avec le rocher. Cette lignée envahit toutes les mers du globe, évoluant vers une complication de plus en plus grande de l'anatomie. Une fois cette diversification menée à terme, certaines formes continuèrent à s'adapter pour recoloniser les fonds meubles et surtout les abysses. Elles réduisirent leur branchie pour s'adapter à la rareté de la nourriture en augmentant considérablement le débit de l'eau filtrée.

Les rapports entre la morphologie, la biologie et l'écologie présentent chez les *Pyuridae* un intérêt tout à fait particulier.

Les *Pyuridae* interstitielles *(Heterostigma)* ont acquis plusieurs caractères adaptatifs. L'étroite relation existant entre le manteau et la tunique, permet des mouvements de reptation. L'incubation, liée à la taille réduite, réduit au maximum la mortalité des jeunes. Curieusement, l'anatomie interne montre aussi des adaptations. Chacune des quatre espèces utilise

Source : MNHN, Paris

un procédé différent pour accroître la surface de sa branchie. Le genre est bloqué à un niveau très bas de l'évolution mais chaque espèce montre un dispositif lui permettant de dépasser ce stade. Ces dispositions anatomiques ne sont jamais dans la direction évolutive générale de la famille.

Chacune des quatre espèces du genre *Heterostigma* est parvenue à un cul-de-sac évolutif. Cet aspect milite en faveur d'une adaptation très ancienne. Isolées dans leur milieu ces espèces représentent de véritables « fossiles vivants ».

Les *Pyuridae* évoluées présentent aussi d'étroits rapports entre l'anatomie et l'écologie. La possibilité de fixer des corps étrangers sur la tunique est utilisée au maximum par *M. clandicans* qui profite de cette adaptation pour coloniser certains milieux à forte granulométrie. *M. vulgaris*, grâce à ses rhizoïdes peut prospérer dans des zones où les fonds rocheux n'existent pas et où elle ne subit aucune concurrence. Mais, si les substrats rocheux sont très abondants, toutes ces espèces peuvent ne pas utiliser en totalité leurs adaptations morphologiques.

Grâce à l'étude de cette spécialisation, nous avons pu mettre en évidence par de nombreuses observations « in situ », l'influence de certains facteurs écologiques sur les *Pyuridae*. Nous avons montré en particulier les influences décisives de la lumière, de l'abondance et de la disposition des substrats, l'influence de la proximité du sédiment et du « gregariousness phenomenon ». Toutes ces exigences très précises, dues à l'adaptation poussée des espèces, commandent la répartition sur les fonds et la disposition des Ascidies par rapport au fond.

Par contre, nous avons montré que les facteurs hydrologiques les plus facilement mesurables : température, salinité profondeur, assèchement, ne présentent pas d'importance réelle au niveau de la répartition d'une espèce dans une région donnée. Ces facteurs, sauf évidemment dans le cas d'une embouchure de fleuve ou d'une lagune saumâtre, ne déterminent pas la présence, ou la disposition des *Pyuridae* sur les fonds.

Nous avons dû laisser de nombreux problèmes sans solution. En particulier, celui des groupes d'espèces au sein des genre *Pyura* et *Microcosmus*. Il ne nous a pas été possible d'établir dans ces genres une hiérarchie évolutive. Leur diversité est considérable et c'est dans les mers tropicales qu'ont été découvertes (en général par un seul exemplaire) les espèces aberrantes ou les plus adaptées.

Toutes nos observations nous ont montré que ce qui est considéré comme une espèce rare est en réalité une forme à écologie très précise et encore inconnue. C'est généralement par hasard qu'elle a été découverte. Le spécialiste, en plongée, peut explorer systématiquement les micromilieux où les conditions importantes vis-à-vis des Ascidies sont très différentes des conditions ambiantes. C'est dans ces conditions qu'il rencontrera les espèces les plus intéressantes.

Il sera donc nécessaire de réunir une très grande quantité d'espèces, et surtout de formes à écologie stricte au cours de séjours fréquents et prolongés dans les zones tropicales.

Mais, avant d'entreprendre ce travail, il nous a paru indispensable de tenter une mise au point sur la famille dans les eaux européennes, dans le double but d'en débrouiller la systématique et l'évolution et de prendre conscience des besoins écologiques des genres et des espèces.

Source : MNHN, Paris

APPENDICE

ÉLÉMENTS D'UN CATALOGUE DES *PYURIDÆ*

Dans cette annexe nous donnons :

Dans une première liste, le nom des genres, des espèces types (générotypes) et des espèces de toutes les *Pyuridae.*

En accord avec les règles de la Nomenclature (Art. 51, b) nous avons profité de la liberté de citation du nom de l'auteur.

Dans la colonne de gauche se trouvent les noms binomiaux des espèces, classés par ordre alphabétique.

— Lorsque l'espèce a été décrite comme une espèce nouvelle, et placée d'emblée dans le genre auquel elle appartient à notre sens, le nom de l'auteur a été mis en PETITES MAJUSCULES : Ex. *Boltenia africana* MILLAR 1962.

— Lorsque l'espèce n'a pas été placée par son descripteur dans le genre actuel, le nom de l'auteur est placé entre parenthèses :

Ex. : *Boltenia echinata* (Linné) 1767.

Dans ce cas, on trouvera dans la colonne de droite le binôme original et le nom du descripteur en PETITES MAJUSCULES.

Ex. : *Ascidia echinata* LINNÉ 1767.

— Lorsque à notre sens l'espèce appartient à un groupe d'espèces cité dans le texte, l'indication : Groupe X, a été placée sous le nom actuel de l'espèce.

Dans la colonne de droite se trouve la liste des noms non valables, pour diverses raisons, qui ont été portés par l'espèce.

a) En tête de cette liste se trouvent les binômes dans lesquels le nom spécifique a été respecté.

— Lorsque ce nom est le binôme original donné par le descripteur, le nom de son auteur est placé en PETITES MAJUSCULES :

Ex. : *Ascidia echinata* LINNÉ 1767.

Lorsque ce nom est une combinaison nouvelle formée du nom de l'espèce et d'un autre nom de genre, le nom du premier réviseur est placé derrière le binôme complet de l'espèce au sens de ce réviseur. Le nom de l'auteur, séparé du binôme par (:) est mis en caractères normaux.

Ex. : *Cynthia echinata* : Forbes 1851.

b) A la suite de cette liste se trouvent les synonymes récents de l'espèce.

— Le binôme original de ce synonyme est suivi du nom de son auteur en PETITES MAJUSCULES.

— Les combinaisons nouvelles constituées à partir du binôme original sont suivies du nom du premier réviseur séparé du binôme de l'espèce par (:) et mis en caractères normaux.

Source : MNHN, Paris

c) S'il y a lieu, cette liste est suivie par celle des fausses synonymies. Le binôme est donné sous la forme originale de l'erreur, suivi de l'indication non X, du nom de l'auteur de l'erreur en PETITES MAJUSCULES si l'espèce a été décrite comme nouvelle et en caractères normaux s'il s'agit d'une erreur de détermination.

Le nom de l'espèce valable auquelle se rapporte l'erreur est donné à la suite.

Dans une seconde liste nous donnons les binômes non valables portés par toutes les espèces de *Pyuridae*. Ces noms ont été classés par ordre alphabétique des genres et des espèces.

Dans la colonne de gauche se trouvent les binômes non valables.

— S'il s'agit d'un binôme original le nom de son auteur est imprimé en PETITES MAJUSCULES.

— S'il s'agit d'une combinaison nouvelle le nom du premier réviseur est indiqué en caractères normaux et séparés du binôme par deux points (:).

Dans la colonne de droite se trouvent les noms valables actuels des espèces, sans indication du nom du descripteur de l'espèce comme les règles de la Nomenclature (Art. 51, a) nous en laissent la possibilité.

Lorsque l'espèce n'appartient pas à la famille des *Pyuridae* le nom de la famille est indiqué après le binôme valable actuel et mis entre parenthèses.

Ex. : *Dendrodoa pulchella (Styelidae)*.

Source : MNHN, Paris

Genres et espèces valables

GENRE *BATHYPERA* MICHAELSEN 1904

Michaelsen 1904 — Rattaché à la famille des *Styelidae*.
Herdman 1923 — Rattaché à la famille des *Molgulidae*.
Millar 1960 — Rattaché à la famille des *Pyuridae*.

Synonyme g. *Hatomolgula* RITTER 1907
Générotype *Bathypera splendens* MICHAELSEN 1904

ESPÈCES

B. hastaefera VINOGRADOVA 1962
B. ovoida (Ritter) 1907 — *Hatomolgula ovoida* RITTER 1907
B. splendens MICHAELSEN 1904 — Synonyme *Pyura liouvillea* SLUITER 1912

GENRE *BOLTENIA* SAVIGNY 1816 (HUNSTSMAN 1912) SENS NOUVEAU

Savigny 1816 — Synonymes *Cynthia* SAVIGNY 1816 part.
Pyura MOLINA 1782 part.
Halocynthia VERRILL 1879 part.
Boltenia : Herdman-Hartmeyer-Michaelsen-Sluiter part.
Ascidia LINNÉ 1767 part.
Générotype *Boltenia ovifera* (Linné) 1767

ESPÈCES

B. africana MILLAR 1962
B. echinata (Linné) 1767 — *Ascidia echinata* LINNÉ 1767
Ascidia (Cynthia) echinata: Rathke 1843
Cynthia echinata : Forbes 1851
Halocynthia echinata: Verrill 1879 (part.)
Microcosmus echinatus: Traustedt 1883
Cynthia (Halocynthia) echinata: Kingsley 1901
Pyura echinata : Hartmeyer 1909-11
Pyura (Cynthia) echinata : Hartmeyer 1910
Pyura (Halocynthia) echinata : Hartmeyer 1912
Synonymes *Cynthia uistiae* MAC INTOSH 1866
Pyura uistiae : Hartmeyer 1909-11
Ascidia forbesii VERRILL 1871 (sic)
Pyura forbesi : Hartmeyer 1909-11
Cynthia arctica HARTMEYER 1899
Halocynthia arctica : Hartmeyer 1903
Pyura arctica : Hartmeyer 1909-11
Boltenia arctica: Huntsman 1912
Pyura (Halocynthia) arctica : Derjugin 1915
Cyntia metocactus HAECKEL 1903
Pyura melacactus : Schepatieff 1912 (sic)
Pyura melocactus : Hartmeyer 1909-11
Pyura melocactus : Schepatieff 1913 (sic)
Fausse synonymie *Boltenia echinata* non Linné, RITTER 1907 = *B. villosa* (Stimpson) 1864
B. echinata iburi (Oka) 1934 (1) — *Cynthia iburi* OKA 1934
B. echinata ritteri (Ostroumoff et Pavlenko) 1911 — *Pyura arctica ritteri* OSTROUMOFF et PAVLENKO 1911
B. hirsuta (Agassiz) 1850 — *Ascidia hirsuta* AGASSIZ 1850
Cynthia hirsuta : Gould 1870
Pyura hirsuta : Hartmeyer 1909-11

(1) *La Cynthia iburi*, Oka 1934 est considérée par Tokioka 1960 comme une forme de *Boltenia echinata*, sa position systématique demeure douteuse du fait de la présence d'un organe rénal différencié.

Source : MNHN, Paris

B. isibasil Tokioka 1954

B. ovifera (Linné) 1767

Vorticella ovifera Linné 1767
Pyura ovifera: Hartmeyer 1909-11
Pyura (Bollenia) ovifera : Hartmeyer 1910
Synonymes *Vorticella bolteni* Linné 1771
Encrinus bolteni : Blumenbach 1779
Bolteni bolteni : Bink 1857
Pyura bolteni: Hartmeyer 1909-11
Ascidia clavata O. F. Müller 1776
Bolteni clavata : Stimpson 1860
Pyura clavata : Hartmeyer 1909-11
Ascidia pedunculata Bruguière, 1789
Pyura pedunculata : Hartmeyer 1909-11
non *Bolteni pedunculata* : Hutton 1873
= *Pyura paclydermatina intermedia* (Kott 1952)
Ascidia globifera Lamarck 1816
Pyura globifera : Hartmeyer 1909-11
Bolteni fusiformis Savigny 1816
Pyura fusiformis : Hartmeyer 1909-11
Bolteni reniformis Mac Leay 1825
Pyura reniformis : Hartmeyer 1909-11
Ascidia vorticella Comte 1840
Bolteni ciliata Moller 1842
Pyura ciliata: Hartmeyer 1909-11
Bolteni microcosmus : Agassiz 1850
Bolteni microsoma : Adams 1858 (sic)
Pyura microcosmus non (Savigny) 1816, Hartmeyer 1909-11
Bolteni rubra Stimpson 1852
Pyura rubra : Hartmeyer 1909-11
Bolteni picta Wallich 1862 (Nomen nudum)
Bolteni oviformis : (pro *ovifera*) Packard 1863
Pyura oviformis : Hartmeyer 1909-11
Bolteni burkhardti : Hartmeyer 1909-11
Pyura burkhardti : Hartmeyer 1909-11
Bolteni beringi Dall 1872
Pyura beringi : Hartmeyer 1909-11
Bolteni elegans Herdman 1881
Pyura elegans : Hartmeyer 1909-11
Bolteni thompsoni : Hartmeyer 1903
Pyura thompsoni : Hartmeyer 1909-11

B. transversaria (Sluiter) 1904 (1)

Halocynthia transversaria Sluiter 1904
Pyura transversaria : Hartmeyer 1909-11

B. transversaria manaarensis (Herdman) 1906

Cynthia transversaria : Herdman 1906
Cynthia transversaria manaarensis Herdman 1906
Pyura transversaria manaarensis : Hartmeyer 1909-11

B. villosa (Stimpson) 1864

Cynthia villosa Stimpson 1864
Halocynthia villosa : Verrill 1879
Pyura villosa : Hartmeyer 1909-11
Synonymes *Cynthia castaneiformis* Drasche 1884
Bolteni castaneiformis : Huntsman 1911
Pyura castaneiformis : Hartmeyer 1909-11
Bolteni echinata non (Linné), Ritter 1907
Pyura aculeata Hartmeyer 1909-11

(1) Dans la description originale de Sluiter puis dans Tokioka 1960, la présence d'un organe rénal est signalée. Par contre dans la variété *manaarensis*, Herdman ne signale pas cet organe.

Source : MNHN, Paris

GENRE *BOLTENIOPSIS* HARANT 1927, SENS NOUVEAU

HARANT 1927 Synonymie *Liouvillea* SLUITER 1927 rattaché à la famille des *Stelidae*
Générotype *Bolteniopsis prenanti* HARANT 1927

ESPÈCES

B. prenanti HARANT 1927 Synonyme *Liouvillea culealifarmis* SLUITER 1927

GENRE *CRATOSTIGMA* C. MONNIOT ET F. MONNIOT 1961

C. MONNIOT et F. MONNIOT 1961
Synonymie *Caesira :* Van Name 1912 part.
Molgula : aut. part.
Molgulina HARTMEYER 1914 part.
Heterostigma ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1927 part.
Générotype *Caesira singularis* VAN NAME 1912 (Monniot C.; Monniot F. 1961)

ESPÈCES

C. gravellophila (Pérès) 1955 — *Heterostigma gravellophila* PÉRÈS 1955
C. regularis MONNIOT C. 1963
C. singularis (Van Name) 1912 — *Caesira singularis* VAN NAME 1912; *Heterostigma singularis :* Ärnbäck-Christie-Linde 1927; *Molgulina singularis :* Hartmeyer 1914

GENRE *CTENYURA* VAN NAME 1918

VAN NAME 1918
Générotype *Ctenyura intermedia* VAN NAME 1918
et
espèce unique

GENRE *CULEOLUS* HERDMAN 1881

HERDMAN 1881
Synonyme *Eupera* MICHAELSEN 1904
Générotype *Culeolus murrayi* HERDMAN 1881

ESPÈCES

C. annulatus SLUITER 1904
C. antarcticus VINOGRADOVA 1962
C. chuni (Michaelsen) 1904 — *Eupera chuni* MICHAELSEN 1904
C. gigas SLUITER 1904
C. herdmani SLUITER 1904 Fausse synonymie *Culeolus herdmani* non Sluiter, Van Name 1918
= *C. vannamei* nom nouveau
C. inversus OKA 1928
C. littoralis KOTT 1956
C. pertucidus HERDMAN 1881
C. pyramidalis RITTER 1907
C. quadrula SLUITER 1904
C. recumbens HERDMAN 1881
C. sluiteri RITTER 1913
C. sulmi HERDMAN 1881 — ? *perlatus* SUHM ?
Synonymes *Culeolus pertatus* HERDMAN 1881
Culeolus tanneri VERRILL 1885
C. thysanotus SLUITER 1904
C. uschakovi REDIKORZEV 1941
C. vannamei, nom nouveau — *Culeolus herdmani* non Sluiter, VAN NAME 1918
C. willemoesi HERDMAN 1886
C. wyvillethompsoni HERDMAN 1881

GENRE *FUNGULUS* HERDMAN 1882

HERDMAN 1182
Générotype *Fungulus cinereus* HERDMAN 1882

Source : MNHN, Paris

Espèces

E. antarcticus Herdman 1912
C. cinereus Herdman 1882

GENRE *HALOCYNTHIA* VERRILL 1879 (Huntsman 1911)

Verrill 1879 (nom nouveau pour *Cynthia* au sens de *Cynthiae simplices* Savigny 1816)

Synonymes *Cynthia* Savigny 1816 (part.)
Pyura : Hartmeyer 1909-11 (part.)
Halocynthia : Hartmeyer, Michaelsen, Sluiter, Van Name (part.)

Générotype *Ascidia papillosa* Linné 1767 (Huntsman 1911)

Espèces

H. arabica, nom nouveau — *Halocynthia spinosa* non Sluiter 1905, Michaelsen 1918

H. arabica defectiva Millar 1962 (nouvelle combinaison) — *Halocynthia spinosa defectiva* Millar 1962

H. aurantium (Pallas) 1787 — *Ascidia aurantium* Pallas 1787
Halocynthia aurantium : Ritter 1913
Cynthia aurantium : nombreux auteurs
Pyura aurantium : Hartmeyer 1909-11

Synonymes *Cynthia drani* Ritter 1900
Pyura drani : Hartmeyer 1909-11
Halocynthia drani : Hartmeyer 1903
Cynthia pulchella Verrill 1871
Pyura pulchella : Hartmeyer 1909-11
Cynthia pyriformis non Rathke 1806, Dall 1872
Cynthia superba Ritter 1900
Halocynthia superba : Oka 1906
Pyura superba : Hartmeyer 1909-11
Halocynthia villosa non Stimpson, Verrill 1879.

Fausse synonymie *Pyura aurantium* : Hartmeyer 1909-11 = *H. aurantium* + *H. pyriformis* (Rathke) 1806

H. aurantium koreana Hartmeyer 1903

H. caelus (Oka) 1932 — *Cynthia caelus* Oka 1932

H. hilgendorfi (Traustedt) 1885 — *Cynthia hilgendorfi* Traustedt 1885
Pyura hilgendorfi : Hartmeyer 1909-11

Fausse synonymie *Pyura hilgendorfi* : non Traustedt, Kott 1952 = *Pyura* sp.

H. hilgendorfi igaboga (Oka) 1906 — *Halocynthia igaboga* Oka 1906
Pyura igaboga : Hartmeyer 1909-11

Synonymie *Halocynthia okai* Ritter 1907
Pyura okai : Hartmeyer 1909-11

H. hilgendorfi owstoni (Oka) 1906 — *Halocynthia owstoni* Oka 1906
Pyura owstoni : Hartmeyer 1909-11

H. hilgendorfi ritteri (Oka) 1906 — *Halocynthia ritteri* Oka 1906
Pyura ritteri : Hartmeyer 1909-11

H. hispida (Herdman) 1881 — *Cynthia hispida* Herdman 1881
Pyura hispida : Hartmeyer 1909-11

H. hispida crinitistellata (Herdman) 1899 — *Cynthia crinitistellata* Herdman 1899
Pyura crinitistellata : Hartmeyer 1909-11

H. igaguri Tokioka 1953

H. pachyderma (Oka) 1926 — *Cynthia pachyderma* Oka 1926

H. papillosa (Linné) 1772 — *Ascidia papillosa* Linné 1772
Cynthia papillosa : nb. aut.
Pyura papillosa : Hartmeyer 1909-11

Synonymie *Ascidia rustica* non Linné 1772, Risso 1826

Fausse synonymie *Cynthia papillosa* non Linné 1772, Traustedt 1880 = *Halocynthia pyriformis*

Source : MNHN, Paris

H. pyriformis (Rathke) 1806 — *Ascidia pyriformis* Rathke 1806
Cynthia pyriformis : nombreux auteurs
Pyura pyriformis : Hartmeyer 1909-11

Synonymie ? *nordenskjöldi* Wagner 1885
Cynthia pomifera Giard ?
Pyura pomifera : Hartmeyer 1909-11
Cynthia papillosa non Linné, Traustedt 1880 part. *Pyura aurantium* : Hartmeyer 1909-11
Pyura (Halocynthia) pectinicola Michaelsen 1908

Fausse Synonymie *Cynthia pyriformis* non Rathke 1806, Dall 1872 = *H. aurantium* (Pallas) 1787

H. roretzi (Drasche) 1884 — *Cynthia roretzi* Drasche 1884
Pyura roretzi : Hartmeyer 1909-11

H. roretzi typica (Oka) 1926 — *Cynthia roretzi typica* Oka 1926
H. roretzi austriuus Tokioka 1933 — *Cynthia roretzi iwamiana* Oka 1926
Cynthia roretzi sikokiana Oka 1926

H. simaensis Tokioka 1949

GENRE *HARTMEYERIA* RITTER 1913

Ritter 1913

Générotype *Hartmeyeria triangularis* Ritter 1913

Espèces

H. monarchica Hartmeyer 1922
H. triangularis Ritter 1913

GENRE *HETEROSTIGMA* ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1924
au sens de C. Monniot et F. Monniot 1961

Ärnback-Christie-Linde 1924
Ärnbäck Christie-Linde 1927 Part.
C. Monniot et F. Monniot 1961

Générotype *Heterostigma separ* Ärnbäck Christie-Linde 1924

Espèces

H. fagei Monniot C. et Monniot F. 1961
H. gonochorica Monniot F. 1965
H. reptans Monniot C. et Monniot F. 1963
H. separ Ärnbäck Christie-Linde 1924
H. separ mediterraneum Pérès 1958
(espèce douteuse)

GENRE *MICROCOSMUS* HELLER 1877

Heller 1877

Synonymie *Ascidia* Cuvier 1815 (part.)
Cynthia Savigny 1816 (part.)

Générotype *Microcosmus vulgaris* Heller 1877

Espèces

M. albidus Michaelsen 1904
M. affinis Heller 1878
groupe *claudicaus-exasperatus*
M. anchylodeirus Traustedt 1904
M. arenaceus Sluiter 1904
M. australis Herdman 1899
groupe *claudicans-exasperatus*
M. biconvolutus Sluiter 1898
groupe *claudicans-exasperatus*
M. claudicans (Savigny) 1816 — *Cynthia claudicans* Savigny 1816
Pyura claudicans : Hartmeyer 1909-11

Synonymes *Microcosmus spinosus* Lacaze-Duthiers et Delage 1892

Source : MNHN, Paris

		Cynthia rosea Alder 1863
		Pyura rosea: Hartmeyer 1909-11
		Microcosmus roseus: Hartmeyer 1923
		Microcosmus exasperatus australis: Hartmeyer et Michaelsen 1928
	Fausse Synonymie	*Cynthia claudicans* non (Savigny), Forbes 1848 = *Pyura squamulosa* (Alder) 1863
		Microcosmus claudicans non (Savigny), Heller 1877 = *Microcosmus savignyi* Monniot C. 1963
M. confluxus Sluiter 1912		
M. curvus Tokioka 1953		
M. distans Heller 1878 groupe *claudicans-exasperatus*		
M. exasperatus Heller 1878 groupe *claudicans-exasperatus*		
	Synonymie	*Microcosmus minialus* Verrill 1900
		? *Ascidia variabilis* Lesueur 1823
		? *Ascidia cavernosa* Lesueur 1823
M. glacialis (Sars) 1858		*Glandula glacialis* Sars 1859
		Cynthia glacialis: Sars 1863
	Synonymie	*Ascidia conchilega* non O.F. Müller, Sars 1851
		Glandula fibrosa non Stimpson, Wagner 1885
		Molgula wagneri Hartmeyer 1903, nom nov. p. *G. fibrosa*
		Caesira wagneri: Hartmeyer 1909-11
		Molgula carpenteri Herdman 1886
		Pera carpenteri: Herdman 1891
		Clenicella carpenteri: Hartmeyer 1909-11
		Microcosmus molguloides Herdman 1892
		Microcosmus nacreus Van Name 1912
M. haemisphaerium Sluiter 1901 groupe *claudicans-exasperatus*		
M. harlemeyeri Oka 1906		
M. helleri Herdman 1881	Synonymes	*M. gleba* Traustedt 1884
		M. goanus Michaelsen 1918
M. hirsutus Sluiter 1900		
M. kura Brewin 1948 groupe *claudicans-exasperatus*		
M. longitubis Herdman 1906		
M. madagascariensis Michaelsen 1915	Synonymie	*M. agglutinans* Hartmeyer 1919
M. manaarensis Herdman 1906		
M. miniacens Sluiter 1900		
Synonymie prétendue avec *M. glacilis* (confusion avec *M. nacreus*)		
Synonymie prétendue avec *M. exasperatus* (confusion avec *M. minialus* Verrill 1900)		
M. multiplicatus Tokioka 1952		
M. multitentaculatus Tokioka 1953		
M. nicholsi Kott 1952		
M. nudistigma Monniot C. 1963		
M. oligophyllus Heller 1878		
M. oligophyllus lypica Michaelsen 1934		
M. oligophyllus waldbergi Michaelsen 1921		
M. pedonculatus Pérès 1951		
M. polymorphus Heller 1877		Part. *Microcosmus sulcatus:* nombreux auteurs
M. propinquus Herdman 1883		
M. pupa (Savigny) 1816 groupe *claudicans-exasperatus*		*Cynthia pupa* Savigny 1816
		Pyura pupa: Hartmeyer 1909-11
M. ramsayi Herdman 1899 groupe *claudicans-exasperatus*		
M. sabatieri Roule 1885	Synonymie	*Ascidia sulcata* Coquebert part.
		Ascidia microcosmus Cuvier 1915 part.

Source : MNHN, Paris

	Cynthia scrotum Delle Chiaje 1853 part. non *Microcosmus scrotum* : Heller 1877 = Ex. aberrant de *M. vulgaris* Heller 1877
	Pyura scrotum : Hartmeyer 1909-11 (part.)
M. savignyi Monniot C. 1963 groupe *claudicans-exasperatus*	*Cynthia claudicans* (variété) Savigny 1816 *Microcosmus claudicans* non Savigny, Heller 1877
M. solanoides (Herdman) 1899	*Cynthia solanoides* Herdman 1899 *Pyura solanoides* : Hartmeyer 1909-11
M. spinifera (Herdman) 1899 (1)	*Cynthia spinifera* Herdman 1899 *Pyura spinifera* non Quoy et Gaimard 1834, Hartmeyer 1909-11 *Pyura acanthifera* Hartmeyer 1909-11 nom nov. pour *Pyura spinifera* non Quoy et Gaimard, Herdman 1899 *Microcosmus acanthifera* : Hartmeyer 1909 1911
M. stolonifera Kott 1952	
M. ternatanus Michaelsen 1900	
M. trigonimus Millar 1955	
M. variegatus Heller 1878 groupe *claudicans-exasperatus*	
M. vulgaris Heller 1877	*Ascidia sulcata* Coquebert part. *Ascidia microcosmus* Cuvier 1815 part. *Cynthia scrotum* Delle Chiaje 1853 part. *Microcosmus scrotum* : Heller 1877 (Ex. aberrant de *M. vulgaris*)

GENRE *PYURA* MOLINA 1782

AU SENS DE *TETHYUM* : HUNTSMAN 1911, SENS NOUVEAU

Pyura Molina 1782
Vorticella Linné 1772 part.
Ascidia Linné 1772 part.
Cynthia Savigny 1816 part.
Halocynthia Verrill 1879 part.
Bottenia : Herdman 1881
Lais Gistel 1848
Klephes Gistel 1848
Herdmania Lahille 1886
non *Herdmania* non Lahille, Metcalf 1900
non *Herdmania* non Lahille, Ritter 1904
= *Euherdmania* Ritter 1905
Rhabdocynthia Herdman 1891
Forbesia Lacaze-Duthiers et Delage 1892
Cynthiopsis Michaelsen 1904
Tethyum : Huntsman 1911
Hyalocynthia Oka 1930
Paracynthia Ärnbäck-Christie-Linde 1938
Podocynthia Oka 1929
Pyuropsis Michaelsen 1912

Générotype *Pyura chilensis* Molina 1810

---

(1) Quoy et Gaimard 1834 décrivaient l'*Ascidia spinifera* qui appartient au genre *Pyura*. Herdman 1899 nommait *Cynthia spinifera* une espèce différente appartenant au genre *Microcosmus*. Hartmeyer 1909-11 regroupait sous le nom de *Pyura* toutes les espèces décrites comme *Ascidia* et *Cynthia* appartenant à la famille des *Pyuridae*. Concluant à la préoccupation du nom, il nommait la *Cynthia spinifera* d'Herdman *Pyura acanthifera*, puis dans le même ouvrage *Microcosmus acanthifera*. Les deux espèces n'appartenant pas au même genre et n'ayant été groupées que très artificiellement dans le genre *Pyura*, nous estimons qu'il n'y a pas de raison de modifier le nom d'espèce de *M. spinifera*. Le nom spécifique de *spinifera* est utilisé à la fois pour *Pyura* et *Microcosmus* depuis 1911.

Source : MNHN, Paris

Espèces	
P. albanyensis Michaelsen 1927	
P. antarctica (Van Beneden et Selys Longchamps) 1913 groupe *P. bouvetensis*	*Bollenia antarctica* Van Beneden et Selys Longchamps 1913
P. antillarum Van Name 1921	
P. arcuata (Heller) 1878	*Cynthia arcuata* Heller 1878
P. arenosa (Herdman) 1881	*Cynthia arenosa* Herdman 1881
P. aripuensis (Herdman) 1906	*Cynthia aripuensis* Herdman 1906
P. australis (Quoy et Gaimard) 1831 groupe *P. pachydermatina* *P. australis parvispinatis* Kott 1952	*Ascidia australis* Quoy et Gaimard 1834 *Bollenia australis :* Herdman 1891
P. australiensis (Carter) 1885 groupe *P. pachydermatina* *P. australiensis bussellonensis* Michaelsen 1927	*Bollenia australiensis* Carter 1885
P. bouvetensis (Michaelsen) 1904 groupe *P. bouvetensis*	*Bollenia bouvetensis* Michaelsen 1904
P. bradleyi Van Name 1931	
P. breviramosa (Sluiter) 1904	*Halocynthia breviramosa* Sluiter 1904
P. cancellata Brewin 1948	
P. capensis Hartmeyer 1911	
P. carnileyensis (Bovien) 1922	*Halocynthia carnileyensis* Bovien 1922
P. carnea Brewin 1948	
P. calaphracta (Herdman) 1899	*Cynthia calaphracta* Herdman 1899
P. cerebriformis (Herdman) 1881	*Cynthia cerebriformis* Herdman 1881 *Halocynthia cerebriformis :* Sluiter 1904
P. ceylanica (Herdman) 1906 groupe *P. momus*	*Rhabdocynthia ceylonica* Herdman 1906 *Herdmania ceylonica :* Das 1940
P. chathamensis Brewin 1956 groupe *P. pachydermatina*	
P. chilensis Molina 1782	*Cynthia chilensis :* J. Müller 1851 *Halocynthia chilensis :* Michaelsen 1904 *Thethyum chilensis :* Hunstman 1912
Synonymes	*Ascidia pyura* Gmelin 1791 *Cynthia clavigera* Traustedt 1883 *Pyura clavigera :* Hartmeyer 1909-11 *Cynthia nodulosa* Drasche 1884 *Pyura nodulus :* Hartmeyer 1909-11 *Cynthia socialis* Troschel 1852 *Pyura socialis :* Hartmeyer 1909-11 *Pyura molinae* Blainville 1824
P. comma (Hartmeyer) 1906	*Halocynthia comma* Hartmeyer 1906
P. complanata (Herdman) 1881 groupe *P. momus*	*Cynthia complanata* Herdman 1881 *Rhabdocynthia complanata :* Herdman 1891 *Herdmania complanata :* Das 1940
P. corallina (Roule) 1885	*Cynthia corallina* Roule 1885
P. curvigona Tokioka 1952	
P. discoveryi (Herdman) 1910	*Halocynthia discoveryi* Herdman 1910
P. discoveryi septemplicata Sluiter 1915	
P. dumosa (Stimpson) 1855 espèce dont l'existence est douteuse :	*Cynthia dumosa* Stimpson 1855
P. duplicata Van Name 1918	
P. dura (Heller) 1877	*Cynthia dura* Heller 1877
Synonymes	*Pyura roulei* Hartmeyer 1909-11 *Pyura mediterranea* Hartmeyer 1913
P. elongata Tokioka 1952	
P. ennurensis (Das) 1940 groupe *P. momus*	*Herdmania (Rabdocynthia) ennurensis* Das 1940
P. fissa (Herdman) 1881	*Cynthia fissa* Herdman 1881 *Halocynthia fissa :* Sluiter 1904
P. flynni (Herdman) 1923	*Halocynthia flynni* Herdman 1923

Source : MNHN, Paris

P. formosa (Herdman) 1881	*Cynthia formosa* Herdman 1881
P. galbana (Herdman) 1891	*Cynthia galbana* Herdman 1891
P. gangelion (Savigny) 1816	*Cynthia gangelion* Savigny 1816 *Halocynthia gangelion :* Sluiter 1904
P. georgiana (Michaelsen) 1898 groupe *P. bouvetensis*	*Boltenia georgiana* Michaelsen 1898
P. gibbosa (Heller) 1878 groupe *P. pachydermatina*	*Cynthia gibbosa* Heller 1878 *Boltenia gibbosa :* Herdman 1899
P. grandis (Heller) 1878 groupe *P. momus*	*Cynthia grandis* Heller 1878 *Halocynthia grandis* : Michaelsen 1905
P. haustor (Stimpson) 1864	*Cynthia haustor* Stimpson 1864 *Halocynthia haustor :* Ritter 1913 *Halocynthia haustor foliacea* Ritter 1913 *Tethyum haustor :* Hunstman 1912
Synonymes	*Cynthia erecta* Ritter 1900 *Pyura erecta :* Hartmeyer 1909-11 *Cynthia macrosiphonus* Ritter 1900 *Pyura macrosiphonus :* Hartmeyer 1909-11 *Halocynthia washingtonia* Ritter 1913 *Halocynthia johnsoni* Ritter 1909
P. histrix (Oka) 1930	*Hyalocynthia histrix* Oka 1930
P. hupferi Michaelsen 1908	*Pyura (Halocynthia) hupferi* Michaelsen 1908
P. inflata Van Name 1920 groupe *P. momus*	
P. irregularis (Herdman) 1881	*Cynthia irregularis* Herdman 1881
P. jacatrensis (Sluiter) 1890	*Cynthia jacatrensis* Sluiter 1890 *Halocynthia jacotrensis :* Sluiter 1904 *Thetiyum (Pyura) jacatrensis :* Sluiter 1913
P. japonica (Traustedt) 1885	*Cynthia japonica* Traustedt 1885
P. laevigata (Heller) 1875 synonyme probable de *P. villata* (Van Name 1945) non Kott 1952	*Cynthia laevigata* Heller 1875
P. lanka (Herdman) 1906	*Cynthia lanka* Herdman 1906
P. latisinuosa (Sluiter) 1904 groupe *P. momus*	*Rhabdocynthia latisinuosa* Sluiter 1904
P. leeuwinia Kott 1952	
P. legumen (Lesson) 1830 groupe *P. bouvetensis*	*Boltenia legumen* Lesson 1830
Synonymes	*Cynthia coacta* Gould 1852 *Boltenia coarcta :* Herdman 1882 (sic) *Pyura coacta :* Hartmeyer 1909-11
P. legumen cunninghami Michaelsen 1898	*Boltenia legumen* Lesson 1830
P. legumen delfini Michaelsen 1898	*Boltenia legumen* Lesson 1830
P. legumen ohlini Michaelsen 1898	*Boltenia legumen* Lesson 1830
P. legumen typica Michaelsen 1898	*Boltenia legumen* Lesson 1830
P. lepidoderma Tokioka 1949	
P. lignosa Michaelsen 1908	*Pyura (Halocynthia) lignosa* Michaelsen 1908
P. lignosa cerastes Millar 1953	
P. lutea (Sluiter) 1900 groupe *P. pachydermatina*	*Cynthia lutea* Sluiter 1900
P. mauritania (Drasche) 1881 groupe *P. momus*	*Cynthia mauritania* Drasche 1882 *Rhabdocynthia mauritania :* Herdman 1891 *Herdmania mauritania :* Das 1940
P. michaelseni (Oka) 1906	*Halocynthia michaelseni* Oka 1906
P. michaelseni depressa Tokioka 1949	
P. microcosmus (Savigny) 1816	*Cynthia microcosmus* Savigny 1816, non *Ascidia microcosmus* Cuvier 1915 (= *Microsmus vulgaris* + *M. sabatieri*)

Source : MNHN, Paris

	Synonymes *Cynthia savignyi* Philippi ?
	Pyura savignyi : Michaelsen 1909-11
	Cynthia panthea (slc) non *C. pantex* Savigny 1816, Roule 1885
	Cynthia scutellata Heller 1877
	Pyura scutellata : Michaelsen 1909-11
	Cynthia morus Forbes et Hanley 1848
	Pyura morus : Michaelsen 1909-11
P. mirabilis (Drasche) 1884	*Cynthia mirabilis* Drasche 1884
	Halocynthia mirabilis : Oka 1906
	Synonyme *Microcosmus transversus* Ritter 1907
P. molguloides (Herdman) 1899	*Cynthia molguloides* Herdman 1899
P. mollis (Herdman) 1891	*Rhabdocynthia mollis* Herdman 1891
groupe *P. momus*	*Herdmania mollis :* Das 1940
P. momus (Savigny) 1816	*Cynthia momus* Savigny 1816
groupe *P. momus*	*Herdmania momus* : Lahille 1887
	Rhabdocynthia momus : Herdman 1891
	Halocynthia momus : Sluiter 1905
P. momus typica Michaelsen 1918	
P. momus galei Michaelsen 1927	
P. momus polana Michaelsen 1918	
P. momus kymanensis Michaelsen 1918	
P. momus pontica (Ussov) 1878	*Cynthia momus pontica* Ussov 1878
P. multiradicata (Herdman) 1899	*Cynthia multiradicata* Herdman 1899
P. novaezelandiae (Michaelsen) 1911	*Pyuropsis novaezelandiae* Michaelsen 1911 (ex *Styelidae*)
P. obesa Sluiter 1912	non *Pyura obesa* non Sluiter, Hartmeyer 1919 = *P. robusta* Hartmeyer 1922
P. ostreophila Michaelsen 1927	
groupe *P. pachydermatina*	
P. pachydermatina (Herdman) 1880	*Boltenia pachydermatina* Herdman 1880
groupe *P. pachydermatina*	
P. pachydermatina (Herdman) 1880	*Boltenia pachydermatina* Herdman 1880
groupe *P. pachydermatina*	Synonyme *Boltenia pedunculata* non Bruguière, Hutton 1873
P. paessleri (Michaelsen) 1900	*Cynthia paessleri* Michaelsen 1900
	Halocynthia paessleri : Michaelsen 1907
	Synonymes *Cynthia eudora* Gistel 1848
	Pyura eudora: Hartmeyer 1909-11
	Paracynthia distincta Ärnbäck-Christie-Linde 1938
P. pallida (Heller) 1878	*Cynthia pallida* Heller 1878
groupe *P. momus*	*Rhabdocynthia pallida :* Herdman 1891
	Herdmania pallida: Das 1940
	Halocynthia pallida: Michaelsen 1908
P. pallida bitlitonensis (Sluiter) 1885	*Cynthia pallida bitlitonensis* Sluiter 1885
P. pallida formosa (Michaelsen) 1908	*Halocynthia pallida formosa* Michaelsen 1908
P. pallida japonica Hartmeyer 1909	Ne pas confondre avec *Pyura japonica* (Traustedt) 1885
P. pallida typica (Michaelsen) 1908	*Halocynthia pallida typica* Michaelsen 1908
P. pantex (Savigny) 1816	*Cynthia pantex* Savigny 1816
	non *Cynthia panthea* Roule 1885 = *P. microcosmus*
P. papietensis (Herdman) 1882	*Cynthia papietensis* Herdman 1882
groupe *P. momus*	*Rhabdocynthia papietensis:* Herdman 1891
	Herdmania papietensis : Das 1940
P. picta Brewin 1950	
P. plicata Kott 1952	
P. polycarpa (Sluiter) 1904	*Halocynthia polycarpa* Sluiter 1904

Source : MNHN, Paris

	Synonyme	*Pyura fructuosa* Hartmeyer 1909-11
		non *Pyura polycarpa:* Hartmeyer 1909-11 = *Polycarpa polycarpa*
P. pulla (Sluiter) 1900		*Cynthia pulla* Sluiter 1900
P. robusta Hartmeyer 1922		nom nouveau pour *P. obesa* non Sluiter, Hartmeyer 1919
P. roseola Hartmeyer 1909-11	Synonyme	*Cynthia rosea* non Alder 1863, Sluiter 1887
groupe *P. momus*		*Pyura rosea* non Alder 1863, Kott 1952
		Rhabdocynthia rosea: Herdman 1891
		Herdmania rosea: Das 1940
P. rugata Brewin 1948		
P. sacciformis (Drasche) 1884		*Cynthia sacciformis* Drasche 1884
groupe *P. momus*		*Rhabdocynthia sacciformis:* Herdman 1891
		Herdmania sacciformis : Das 1840
P. salebrosa (Sluiter) 1905		*Boltenia salebrosa* Sluiter 1905
groupe *P. bouvelensis*		
P. sanderi (Traustedt et Weltner) 1894		*Cynthia sanderi* Traustedt et Weltner 1894
		Halocynthia sanderi: Hartmeyer 1906
	Synonyme	*Pyura aspersa* Tokioka 1949
		Pyura masuii Tokioka 1949
P. sansibarica (Michaelsen) 1908		*Pyura (Halocynthia)* sansibarica Michaelsen 1908
P. sansibarica guinensis Michaelsen 1914		
P. scolli (Herdman) 1910		*Boltenia scolli* Herdman 1910
groupe *P. bouvelensis*		
P. setosa (Sluiter) 1905		*Halocynthia setosa* Sluiter 1905
P. shiinoi Tokioka 1949		
P. siphonalis (Oka) 1934		*Rhabdocynthia siphonalis* Oka 1934
groupe *P. momus*		
P. sluiteri (Oka) 1915		*Cynthia sluiteri* Oka 1915
P. spinifera (Quoy et Gaimard) 1934 (1)		*Ascidia spinifera* Quoy et Gaimard 1834
groupe *P. pachydermatina*		*Boltenia spinifera* Herdman 1891
		non *Cynthia spinifera* Herdman 1899 = *Microcosmus spinifera*
	Synonymes	*Boltenia tuberculata* Herdman 1891
		Pyura tuberculata: Hartmeyer 1909-11
P. spinosa (Sluiter) 1905		*Halocynthia spinosa* Sluiter 1905
		non *Halocynthia spinosa :* Michaelsen 1918 = *Halocynthia arabica* nom nouveau
		non *Halocynthia spinosa defectiva* Millar 1962 = *Halocynthia arabica defectiva* nom nouveau
P. squamata Hartmeyer 1909		
P. squamulosa (Alder) 1863		*Cynthia squamulosa* Alder 1863
	Synonymes	*Cynthia sigillata* Lacaze-Duthiers et Delage 1892
		Cynthia ovata Lacaze-Duthiers et Delage 1892
		Cynthia claudicans non Savigny 1816, Forbes 1848
		Pyura claudicans au sens de Forbes 1848, Hartmeyer 1909-11
P. stolonifera (Heller) 1878		*Cynthia stolonifera* Heller 1878
	Synonymes	*Cynthiopsis valdiviae* Michaelsen 1904
		Microcosmus herdmani Drasche 1884

(1) Voir Infrapaginale (p. 177) relative à *Microcosmus spinifera.*

Source : MNHN, Paris

	Cynthiopsis herdmani : Michaelsen 1904
	Halocynthia vanhoffeni Michaelsen 1904
	Pyura vanhoffeni : Hartmeyer 1909-11
	Pyura violacea : non Hartmeyer 1909-11 Pérès
Synonyme possible	*Cynthia praepuctalis* Heller 1878
	Cynthiopsis praepuctalis : Hartmeyer 1909-11
P. stolonifera ovata Michaelsen 1927	
P. stubenrauchi (Michaelsen) 1900	*Cynthia stubenrauchi* Michaelsen 1900
	Halocynthia stubenrauchi : Michaelsen 1907
	Pyuropsis stubenrauchi : Michaelsen 1907
Synonyme	*Pyura echinops* Ärnbäck-Christie-Linde 1938
P. subfusca (Herdman) 1891	*Rhabdocynthia subfusca* Herdman 1891
groupe *P. momus*	*Herdmania sufusca :* Das 1940
P. subuculata (Sluiter) 1900	*Cynthia subuculata* Sluiter 1900
	Pyura (Halocynthia) subuculata : Michaelsen 1908
P. subuculata suteri Michaelsen 1908	*Pyura (Halocynthia) subuculata suteri*
voir *P. suteri*	Michaelsen 1908
P. suteri (Michaelsen) 1908	*Pyura (Halocynthia) subuculata suteri* Michaelsen 1908
P. tenuis (Herdman) 1891	*Rhabdocynthia tenuis* Herdman 1891
groupe *P. momus*	*Herdmania tenuis :* Das 1910
P. tessellata (Forbes et Hanley) 1848	*Cynthia tessellata* Forbes et Hanley 1848
	Forbesella tessellata : Herdman 1891
	Forbesia tessellata : Lacaze-Duthiers et Delage 1892
Synonymes	*Cynthia limacina* Forbes et Hanley 1848
	Forbesella limacina : Herdman 1891
	Forbesia limacina : Lacaze-Duthiers et Delage 1892
	Pyura limacina : Hartmeyer 1909-11
	Cynthia loricata Kuppfer 1875
	Forbesella loricata : Hartmeyer 1909-11
	Pyura loricata : Hartmeyer 1909-11
P. trigamica Tokioka 1933	
P. trita (Sluiter) 1900	*Cynthia trita* Sluiter 1900
P. turboja (Oka) 1929	*Podocynthia turboja* Oka 1929
P. turqueti (Sluiter) 1905	*Bollenia turqueti* Sluiter 1905
groupe *P. bouvieusis*	
P. vittata (Stimpson) 1852	*Cynthia vittata* Stimpson 1852
Synonymes	*Cynthia chazaliei* Sluiter 1898
	Pyura chazaliei : Hartmeyer 19091-11
	Cynthia laevigata Heller 1878
	Pyura laevigata : Hartmeyer 1909-11
	Cynthia riiseana Traustedt 1883
	Pyura riiseana : Hartmeyer 1909-11
	Halocynthia riiseana : Verrill 1900
	Halocynthia riiseana v. munita Van Name 1912
	Cynthia torpida Sluiter 1898
	Pyura torpida : Hartmeyer 1909-11
	Halocynthia rubritabia Verrill 1900
	Halocynthia karasboja Oka 1906
	Pyura karasboja : Hartmeyer 1909-11
	Cynthia discrepans Sluiter 1898
	Pyura discrepans : Hartmeyer 1909-11

Source : MNHN, Paris

Genres et espèces non valables

GENRE *ASCIDIA* LINNÉ 1767 *(Ascidiidae)*

A. aurantium PALLAS 1767 = *Halocynthia aurantium*
A. australis QUOY et GAIMARD 1834 = *Pyura australis*
A. cavernosa LESSUEUR 1823 = ? *Microcosmus exasperatus*
A. clavata O.-F. MÜLLER 1776 = *Boltenia ovifera*
A. conchilega: non O.-F. Müller, Sars 1851 = *Microcosmus glacialis*
A. echinata LINNÉ 1767 = *Boltenia echinata*
A. forbesi VERRILL 1871 = *Boltenia echinata*
A. globifera LAMARCK 1816 = *Boltenia ovifera*
A. hirsula AGASSIZ 1850 = *Boltenia hirsula*
A. microcosmus CUVIER 1815 = *Microcosmus sabatieri* + *Microcosmus vulgaris*
A. pyriformis RATHKE 1806 = *Halocynthia pyriformis*
A. pyura GMELIN 1791 = *Pyura chilensis*
A. spinifera QUOY et GAIMARD 1834 = *Pyura spinifera*
A. sulcata COQUEBERT = *Microcosmus sabatieri* + *Microcosmus vulgaris*
A. variabilis LESSUEUR 1823 = ? *Microcosmus exasperatus*
A. verticella COMTE 1840 = *Boltenia ovifera*

GENRE *BOLTENIA* SAVIGNY 1816

B. antarctica VAN BENÉDEN et SÉLYS-LONGCHAMPS 1913 = *Pyura antarctica*
B. australis : Herdman 1891 = *Pyura australis*
B. australiensis CARTER 1885 = *Pyura australiensis*
B. beringi DALL 1872 = *Boltenia ovifera*
B. bolteni RINK 1857 = *Boltenia ovifera*
B. bouvetensis MICHAELSEN 1904 = *Pyura bouvetensis*
B. ciliata MÖLLER 1842 = *Boltenia ovifera*
B. clavata : Stimpson 1860 = *Boltenia ovifera*
B. coacta GOULD 1852 = *Pyura legumen*
B. coarcta : Herdman 1882 = *Pyura legumen*
B. echinata non Linné, RITTER 1907 = *Boltenia villosa*
B. elegans HERDMAN 1880 = *Boltenia ovifera*
B. fusiformis SAVIGNY 1816 = *Boltenia ovifera*
B. georgiana : Michaelsen 1898 = *Pyura georgiana*
B. gibbosa : Herdman 1899 = *Pyura gibbosa*
B. legumen LESSON 1830 = *Pyura legumen*
B. legumen cunhinghami MICHAELSEN 1898 = *Pyura legumen cunhinghami*
B. legumen delfini MICHAELSEN 1898 = *Pyura legumen delfini*
B. legumen ohlini MICHAELSEN 1898 = *Pyura legumen ohlini*
B. legumen typica MICHAELSEN 1898 = *Pyura legumen typica*
B. microcosmus AGASSIZ 1850 = *Boltenia ovifera*
B. microsoma : Adams 1858 (sic) = *Boltenia ovifera*
B. oviformis : Packard 1863 (sic) = *Boltenia ovifera*
B. picta WALLICH 1862 (nomen nudum) = ? *Boltenia ovifera*
B. pachydermatina : Herdman 1880 = *Pyura pachydermatina*
B. pedunculata non Bruguière, Hutton 1873 = *Pyura pachydermatina*
B. reniformis MAC LEAY 1825 = *Boltenia ovifera*
B. rubra STIMPSON 1852 = *Boltenia ovifera*
B. salebrosa SLUITER 1905 = *Pyura salebrosa*
B. scotti HERDMAN 1910 = *Pyura scotti*
B. spinifera: Herdman 1891 = *Pyura spinifera*
B. thompsoni HARTMEYER 1903 = *Boltenia ovifera*
B. tubereulata HERDMAN 1891 = *Pyura spinifera*
B. turqueti SLUITER 1905 = *Pyura turqueti*

Source : MNHN, Paris

GENRE *CAESIRA* Savigny 1816 *(Molgulidae)*

C. singularis Van Name 1912 = *Crulostigma singularis*

GENRE *CTENICELLA* Lacaze-Duthiers, 1877 *(Molgulidae)*

C. carpenteri : Hartmeyer 1909-11 = *Microcosmus glacialis*

GENRE *CYNTHIA* Savigny 1816

C. adolphi Kuppfer 1871 *Dendrodoa pulchella (Styelidae)*
C. aggregata Forbes et Hanley 1852 *Stolonica socialis (Styelidae)*
— non Forbes et Hanley, Kuppfer 1901, = *Styela rustica (Styelidae)*
— non Forbes et Hanley, Kükenthal et Weisenborn 1886 = *Styela coriacea (Styelidae)*
C. amplivra Agassiz 1850 Espèce indéterminable
C. ampulla Forbes et Hanley 1852 = *Polycarpa comata (Styelidae)*
C. angularis Stimpson 1852 Espèce indéterminable
C. aruncosa Stimpson 1852 Espèce indéterminable
C. arctica Hartmeyer 1899 = *Bottenia echinata*
C. arcuata Heller 1878 = *Pyura arcuata*
C. arenosa Herdman 1881 = *Pyura arenosa*
C. aripuensis Herdman 1906 = *Pyura aripuensis*
C. cactus Oka 1932 = *Halocynthia cactus*
C. canopus Savigny 1816 = *Styela canopus (Styelidae)*
C. carnea : Verrill 1871 = *Dendrodoa carnea (Styelidae)*
+ *Styela canopus (Styelidae)*
C. castaneiformis Drasche 1881 = *Bottenia villosa*
C. cataphracta Herdman 1899 = *Pyura cataphracta*
C. cerebriformis Herdman 1881 = *Pyura cerebriformis*
C. chazaliei Sluiter 1898 = *Pyura vittata*
C. chilensis : Johannes Müller 1851 = *Pyura chilensis*
C. cinerea Savigny 1816 = *Polycarpa cinerea (Styelidae)*
C. claudicans Savigny 1816 = *Microcosmus claudicans*
C. claudicans variété Savigny 1816 = *Microcosmus savignyi*
C. clavigera Traustedt 1883 = *Pyura chilensis*
C. coacta Gould 1852 = *Pyura legumen*
C. comata Alder et Hancock 1848 = *Polycarpa comata (Styelidae)*
C. complanata non *Ascidia complanata* O.-F. Müller, Rink 1857 = *Molgula siphonalis (Molgulidae)*
— non O.-F. Müller, Stimpson 1860 = *Ascidia prunum (Ascidiidae)*
C. complanata non (O.-F. Müller), Herdman 1881 = *Pyura complanata*
C. condylomata Packard 1867 = *Styela rustica (Styelidae)*
C. corallina Roule 1885 = *Pyura corallina*
C. coriacea Alder et Hancock 1848 = *Styela coriacea (Styelidae)*
— non Alder et Hancock, Stimpson 1864 = *Cnemidocarpa finmarkiensis (Styelidae)*
C. crinitistellata Herdman 1899 = *Halocynthia hispida crinitistellata*
C. deani Ritter 1900 = *Halocynthia aurantium*
C. discrepans Sluiter 1898 = *Pyura vittata*
C. dumosa Stimpson 1855 = *Pyura dumosa*
C. dura Heller 1877 = *Pyura dura*
C. echinata : nb. auteurs = *Bottenia echinata*
C. erecta Ritter 1900 = *Pyura haustor*
C. eudora Gistel 1848 = *Pyura legumen*
C. fissa Herdman 1881 = *Pyura fissa*
C. formosa Herdman 1881 = *Pyura formosa*
C. galbana Herdman 1891 = *Pyura galbana*
C. gangelion Savigny 1816 = *Pyura gangelion*
C. gibbosa Heller 1878 = *Pyura gibbosa*
C. gibbsii Stimpson 1864 = *Styela gibbsii (Styelidae)*
C. gigantea Cunningham 1871 = *Paramolgula gregoria (Molgulidae)*

Source : MNHN, Paris

C. glacialis : Sars 1863 = *Microcosmus glacialis*
C. glutinans Moeller 1812 = *Engyra glutinans (Molgulidae)*
C. grandis Heller 1878 = *Pyura grandis*
C. gregaria Lesson 1860 = *Paramolgula gregaria (Molgulidae)*
C. gulla Stimpson 1852 = *Dendrodoa carnea (Styelidae)*
C. haustor Stimpson 1864 = *Pyura haustor*
C. hilgendorfi Traustedt 1885 = *Halocynthia hilgendorfi*
C. hirsuta : Gould 1870 = *Bottenia hirsuta*
C. hispida Herdman 1881 = *Halocynthia hispida*
C. iburi Oka 1934 = *Bottenia iburi*
C. irregularis Herdman 1881 = *Pyura jacatrensis*
C. japonica Traustedt 1885 = *Pyura japonica*
C. laevigata Heller 1878 = *Pyura laevigata*
C. lanka Herdman 1906 = *Pyura lanka*
C. limacina Forbes et Hanley 1848 = *Pyura lessellata*
C. loricata Kuppfer 1875 = *Pyura lessellata*
C. lovenii : Sars 1851 = *Styela coriacea (Styelidae)*
C. lutea Sluiter 1900 = *Pyura lutea*
C. macrosiphonus Ritter 1900 = *Pyura haustor*
C. magellanica Cunningham 1871 = *Paramolgula gregaria (Molgulidae)*
C. mauritiana Drasche 1884 = *Pyura mauritania*
C. metocaclus Haeckel 1903 = *Bottenia echinata*
C. microcosmus : Savigny 1816 = *Pyura microcosmus*
C. mirabilis Drasche 1884 = *Pyura mirabilis*
C. molguloides Herdman 1899 = *Pyura molguloides*
C. momus Savigny 1816 = *Pyura momus*
C. monoceros: Stimpson 1860 = *Styela rustica (Styelidae)*
C. montereyensis Dall 1872 = *Styela montereyensis (Styelidae)*
C. morus Forbes et Hanley 1848 = *Pyura microcosmus*
C. multiradicata Herdman 1899 = *Pyura multiradicata*
C. nodulosa Drasche 1884 = *Pyura chilensis*
C. ovata Alder et Hancock 1906 = *(Styelidae)*
C. pachyderma Oka 1926 = *Halocynthia pachyderma*
C. paessleri Michaelsen 1900 = *Pyura paessleri*
C. pallida Heller 1878 = *Pyura pallida*
C. pallida bittilonensis Sluiter 1885 = *Pyura pallida*
C. panthea: Roule 1885 (au sens de *Cynthia panthea* Savigny 1816) = *Pyura microcosmus*
C. panthea Savigny 1816 = *Pyura panthea*
C. papietensis Herdman 1882 = *Pyura papietensis*
C. papillosa: nb. auteurs = *Halocynthia papillosa*
Traustedt 1880 (non *Ascidia papillosa* Linné 1767) = *Halocynthia pyriformis*
C. partita Stimpson 1852 = *Styela partita (Styelidae)*
C. placenta Packard 1867 = *Styela coriacea (Styelidae)*
C. praepucialis Heller 1878 = ? *Pyura stolonifera*
C. pulchella Verrill 1871 = *Dendrodoa pulchella (Styelidae)*
C. pulla Sluiter 1900 = *Pyura pulla*
C. pupa Savigny 1816 = *Microcosmus pupa*
C. pyriformis : Dall 1872 = *Halocynthia pyriformis*
C. riiseana Traustedt 1882 = *Pyura villata*
C. roretzi Drasche 1881 = *Halocynthia roretzi*
C. roretzi typica Oka 1926 = *Halocynthia roretzi typica*
C. roretzi ivaniana Oka 1926 = *Halocynthia roretzi austrinus*
C. roretzi sikokiana Oka 1926 = *Halocynthia roretzi austrinus*
C. rosea Alder 1863 = *Microcosmus claudicans*
— non Alder 1863, Sluiter 1887 = *Pyura roseola*
C. rustica : Rink 1857 = *Styela rustica (Styelidae)*
C. sacciformis Drasche 1884 = *Pyura sacciformis*
C. sanderi Traustedt et Weltner 1894 = *Pyura sanderi*
C. scrotum Delle Chaje 1853 = *Microcosmus vulgaris* + *Microcosmus sabatieri*
C. scutellata Heller 1877 = *Pyura microcosmus*

Source : MNHN, Paris

C. sigillata Lacaze-Duthiers et Delage 1892 = *Pyura microcosmus*
C. sluiteri Oka 1915 = *Pyura sluiteri*
C. socialis Trogiel 1852 = *Pyura chilensis*
C. solanoides Herdman 1899 = *Microcosmus solanoides*
C. spinifera Herdman 1899 = *Microcosmus spinifera*
C. squamulosa Alder 1863 = *Pyura squamulosa*
C. stellifera Verrill 1871 = *Styela partita (Styelidae)*
C. stolonifera Heller 1877 = *Pyura stolonifera*
C. stubenrauchi Michaelsen 1900 = *Pyura stubenrauchi*
C. subfusca Herdman 1891 = *Pyura subfusca*
C. subuculata Sluiter 1900 = *Pyura subuculata*
C. superba Ritter 1900 = *Halocynthia aurantium*
C. tessellata Forbes et Hanley 1848 = *Pyura tessellata*
C. torpida Sluiter 1898 = *Pyura torpida*
C. transversaria : Herdman 1906 = *Bolteniu transversaria*
C. transversaria manaarensis Herdman 1906 = *Boltenia transversaria (manaarensis)*
C. trita Sluiter 1900 = *Pyura trita*
C. tuberculum : Kingsley 1901 = *Styela coriacea (Styelidae)*
C. (Halocynthia) tuberculum: Kingsley 1901 = *Dendrodoa carnea (Styelidae)*
C. uistiae Mac Intosch 1866 = *Boltenia echinata*
C. verrucosa Lesson 1830 = *Cnemidocarpa verrucosa (Stylidae)*
C. vestita Slanger 1860 = *Styela vestita (Styelidae)*
C. villosa Stimpson 1864 = *Boltenia villosa*
C. violacea Alder et Hancock 1860 = *Styelidae* indéterminable
C. villata Stimpson 1852 = *Pyura villata*

GENRE *CYNTHIOPSIS* Michaelsen 1904 synonyme de *Pyura*

C. herdmani : Michaelsen 1904 = *Pyura stolonifera*
C. praepucialis : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura stolonifera ?*
C. valdiviae Michaelsen 1904 = *Pyura stolonifera*

GENRE *CULEOLUS* Herdman 1881

C. lunneri Verrill 1885 = *Culeolus suhmi*

GENRE *ENCRINUS* (Echinodermes)

E. boltenii : Blumenbach 1779 = *Bollenia ovifera*

GENRE *EUPERA* Michaelsen 1904 synonyme de *Pyura*

E. chuni Michaelsen 1904 = *Culeolus chuni*

GENRE *FORBESELLA* Herdman 1891 synonyme de *Pyura*

F. limacina : Herdman 1891 = *Pyura tessellata*
F. loricata : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura tessellata*
F. tessellata : Herdman 1891 = *Pyura tessellata*

GENRE *FORBESIA* Lacaze-Duthiers et Delage 1892 synonyme de *Pyura*

F. limacina : Lacaze-Duthiers et Delage 1892 = *Pyura tessellata*
F. tessellata : Lacaze-Duthiers et Delage 1892 = *Pyura tessellata*

GENRE *GLANDULA* Stimpson 1852 *(Styelidae)*

G. fibrosa non Stimpson, Wagner 1885 = *Microcosmus glacialis*
G. glacialis Sars 1859 = *Microcosmus glaciulis*

Source : MNHN, Paris

GENRE *HALOMOLGULA* RITTER 1907 synonyme de *Bathypera*

H. ovoida RITTER 1907 = *Bathypera ovoida*

GENRE *HALOCYNTHIA* VERRILL 1879

H. arctica HARTMEYER 1903 = *Boltenia echinata*
H. brevitramosa SLUITER 1904 = *Pyura brevitramosa*
H. carnlleyensis BOVIEN 1922 = *Pyura carnlleyensis*
H. cerebriformis : Sluiter 1904 = *Pyura cerebriformis*
H. chilensis : Michaelsen 1904 = *Pyura chilensis*
H. comma HARTMEYER 1906 = *Pyura comma*
H. deani : Hartmeyer 1903 = *Halocynthia aurantium*
H. discovery HERDMAN 1910 = *Pyura discovery*
H. echinata : Verrill 1879 = *Boltenia echinata*
H. fissa : Sluiter 1904 = *Pyura fissa*
H. flynni HERDMAN 1923 = *Pyura flynni*
H. gangellon : Sluiter 1904 = *Pyura gangelion*
H. grandis : Michaelsen 1905 = *Pyura grandis*
H. haustor : Ritter 1913 = *Pyura haustor*
H. haustor foliacea RITTER 1913 = *Pyura haustor*
H. hupferi : Michaelsen 1908 = *Pyura hupferi*
H. igaboga OKA 1906 = *Halocynthia hilgendorfi igaboga*
H. jacatrensis SLUITER 1904 = *Pyura jacatrensis*
H. johnsoni RITTER 1913 = *Pyura haustor*
H. lignosa MICHAELSEN 1908 = *Pyura lignosa*
H. michaelseni OKA 1906 = *Pyura michaelseni*
H. microspinosa VAN NAME 1921 = *Halocynthia pyriformis*
H. mirabilis : OKA 1906 = *Pyura mirabilis*
H. momus : Sluiter 1905 = *Pyura momus*
H. okai RITTER 1907 = *Halocynthia hilgendorfi igaboga*
H. owstoni OKA 1906 = *Halocynthia hilgendorfi owstoni*
H. paessleri : Michaelsen 1907 = *Pyura paessleri*
H. pallida : Michaelsen 1908 = *Pyura pallida*
H. pallida formose MICHAELSEN 1908 = *Pyura pallida formose*
H. partita : Verrill 1879 = *Styela partita (Styelidae)*
H. pectinicola MICHAELSEN 1908 = *Halocynthia pyriformis*
H. polycarpa SLUITER 1904 = *Pyura polycarpa*
H. pulchella VERRILL 1879 = *Dendrodoa pulchella (Styelidae)*
H. riiseana : Van Name 1902 = *Pyura villata*
H. riiseana munila VAN NAME 1902 = *Pyura villata*
H. rubrilabia VERRILL 1900 = *Pyura villata*
H. rustica : Verrill 1879 = *Styela rustica (Styelidae)*
H. sanderi : Hartmeyer 1906 = *Pyura sanderi*
H. sansibarica MICHAELSEN 1908 = *Pyura sansibarica*
H. setosa SLUITER 1905 = *Pyura setosa*
H. spinosa SLUITER 1905 = *Pyura spinosa*
non Sluiter, Michaelsen 1918 = *Halocynthia arabica* nom nouv.
H. spinosa defectiva MILLAR 1962 = *Halocynthia arabica defectiva* comb. nouvelle
H. stubenrauchi : Michaelsen 1907 = *Pyura stubenrauchi*
H. subuculata : Michaelsen 1908 = *Pyura subuculata*
H. subuculata suteri MICHAELSEN 1908 = *Pyura subuculata suteri*
H. superba : Oka 1900 = *Halocynthia aurantium*
H. transversaria SLUITER 1904 = *Boltenia transversaria*
H. tuberculum VERRILL 1879 = *Dendrodoa carnea (Styelidae)*
= + *Styela coriacea (Styelidae)*
H. vanhoffeni : Michaelsen 1904 = *Pyura vanhoffeni*
H. villosa : Verrill 1879 = *Boltenia villosa*
H. washingtonia RITTER 1913 = *Pyura haustor*

GENRE *HARTMEYERIA* RITTER 1913

H. longistigmata TOKIOKA 1949 = *Rhizomolgula orientalis (Molgulidae)*
H. orientalis OKA 1929 = *Rhizomolgula orientalis (Molgulidae)*

Source : MNHN, Paris

GENRE *HETEROSTIGMA* ÄRNBACK-CHRISTIE-LINDE 1924

H. gravellophila PÉRÈS 1955	=	*Cratostigma gravellophila*
H. singularis : Ärnbäck-Christie-Linde 1927	=	*Cratostigma singularis*

GENRE *HERDMANIA* LAHILLE 1886 synonyme de *Pyura*

H. ceylonica : Das 1940	=	*Pyura ceylonica*
H. complanata : Das 1940	=	*Pyura complanata*
H. ennurensis DAS 1940	=	*Pyura ennurensis*
H. mauritiana : Das 1940	=	*Pyura mauritiana*
H. mollis : Das 1940	=	*Pyura mollis*
H. momus : Lahille 1888	=	*Pyura momus*
H. pallida : Das 1940	=	*Pyura pallida*
H. papelensis : Das 1940	=	*Pyura papelensis*
H. pyriformis : Das 1940 (au sens de *Rhabdocynthia pyriformis* : Herdman 1891 erreur non *Ascidia pyriformis* RATHKE 1806)	=	l'espèce inexistante
H. rosea : Das 1940 (au sens de *Cynthia rosea* non ALDER 1863, SLUITER 1887)	=	*Pyura roseola*
H. sacciformis : Das 1940	=	*Pyura sacciformis*
H. subfusca : Das 1940	=	*Pyura subfusca*
H. tenuis : Das 1940	=	*Pyura tenuis*

GENRE *HYALOCYNTHIA* OKA 1930 synonyme de *Pyura*

H. histrix OKA 1930	=	*Pyura histrix*

GENRE *KLEPHES* GISTEL 1848 synonyme de *Pyura*

Genre sans espèces reconnaissables

GENRE *LAIS* GISTEL 1848 synonyme de *Pyura*

Genre sans espèces reconnaissables

GENRE *LIOUVILLEA* SLUITER 1927 synonyme de *Bolteniopsis*

L. *euleoliformis* SLUITER 1927	=	*Bolteniopsis prenanti*

GENRE *MICROCOSMUS* HELLER 1877

M. agglutinans HARTMEYER 1919	=	*Microcosmus madagascariensis*
M. acanthiferus Hartmeyer 1909-11	=	*Microcosmus spinifera*
M. draschii : Herdman 1899	=	*Pyura* du groupe *P. momus*
M. echinatus : Traustedt 1883	=	*Boltenia echinata*
M. goanus MICHAELSEN 1918	=	*Microcosmus helleri*
M. herdmani DRASCHE 1884	=	*Pyura stolonifera*
M. julinii DRASCHE 1884	=	*Pyura* du groupe *P. momus*
M. miniatus VERRILL 1900	=	*Microcosmus exasperatus*
M. molguloides HERDMAN 1891	=	*Microcosmus glacialis*
M. nacreus VAN NAME 1912	=	*Microcosmus glacialis*
M. roseus : Hartmeyer 1909-11	=	*Microcosmus claudicans*
M. scrotum : Heller 1877	=	*Microcosmus vulgaris*
M. spinosus LACAZE-DUTHIERS et DELAGE 1892	=	*Microcosmus claudicans*
M. transversus RITTER 1907	=	*Pyura mirabilis*

GENRE *MOLGULA* FORBES 1848 *(Molgulidae)*

M. carpenteri HERDMAN 1886	=	*Microcosmus glacialis*
M. singularis : Hartmeyer 1909-11	=	*Cratostigma singularis*

Source : MNHN, Paris

GENRE *MOLGULINA* Hartmeyer 1915 *(Molgulidae)*

M. singularis : Hartmeyer 1915 = *Cratostigma singularis*

GENRE *PARACYNTHIA* Ärnbäck-Christie-Linde 1938
synonyme de *Pyura*

P. distincta Ärnbäck-Christie-Linde 1938 = *Pyura paessleri*

GENRE *PERA* Stimpson 1854 *(Molgulidae)*

P. carpenteri : Herdman 1891 = *Microcosmus glacialis*

GENRE *PODOCYNTHIA* Oka 1929 synonyme de *Pyura*

P. turboja Oka 1929 = *Pyura turboja*

GENRE *PYURA* Molina 1782

P. acanthifera Hartmeyer 1909-11 = *Microcosmus spinifera*
P. aculeata Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia villosa*
P. adolphi : Hartmeyer 1909-11 = *Dendrodoa pulchella (Styelidae)*
P. aggregata : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia aggregata* Forbes et Hanley 1852) = *Stolonica socialis (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia aggregata* non Forbes et Hanley, Kupffer 1901) = *Styela rustica (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia aggregata* non Forbes et Hanley, Kükenthal et Weisenborn 1886) = *Styela coriacea (Styelidae)*
P. amphora : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. ampulla : Hartmeyer 1909-11 = *Polycarpa comata (Styelidae)*
P. angularis : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. araneosa : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. arctica : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia echinata*
P. arctica ritteri Ostroumoff et Pavlenko 1911 = *Boltenia echinata*
P. aspera Tokioka 1949 = *Pyura sanderi*
P. aurantium : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia aurantium*
P. aurora : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. beringi : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia ovifera*
P. bolteni : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia ovifera*
P. burkhardti : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia ovifera*
P. canopus : Hartmeyer 1909-11 = *Styela canopus (Styelidae)*
P. castaneiformis : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia villosa*
P. cavernosa : Hartmeyer 1909-11 ? *Microcosmus exasperatus*
P. ciliata : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia ovifera*
P. cinerea : Hartmeyer 1909-11 = *Polycarpa cinerea (Styelidae)*
P. claudicans : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia claudicans* Savigny 1816) = *Microcosmus claudicans*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia claudicans* non Savigny, Forbes et Hanley 1848) = *Pyura squamulosa*
P. clavata : Hartmeyer 1909-11 = *Boltenia ovifera*
P. clavigera : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura chilensis*
P. coacta : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura tegumen*
P. caerulea : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. comata : Hartmeyer 1909-11 = *Polycarpa comata (Styelidae)*
P. condylomata : Hartmeyer 1909-11 = *Styela rustica (Styelidae)*
P. coriacea : Hartmeyer 1909-11 = *Styela coriacea (Styelidae)*
P. corrugata : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable

Source : MNHN, Paris

P. eriutistellata : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia hispida eriutistellata*
P. deani : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia aurantium*
P. delicatula : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. depressa : Hartmeyer 1909-11 = *Dendrodoa grossularia (Styelidae)*
P. dione : Hartmeyer 1909-11 = *Molgula dione (Molgulidae)*
P. diserepans : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura villata*
P. echinata : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Ascidia echinata* Linné 1767) = *Boltenia echinata*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia echinata* non Linné, Ritter 1907 = *Bolteuia villosa*
P. echinops Äuxback - Christie - Linde 1938 = *Pyura stubenrauchi*
P. elegans : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia ovifera*
P. erecta : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura haustor*
P. erythrostoma : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. eudora : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura legumen*
P. forbesi : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia echinata*
P. fructuosa Hartmeyer 1909-11 = *Pyura polycarpa*
P. gemmata : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. fusiformis : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia ovifera*
P. gibsii : Hartmeyer 1909-11 = *Styela gibsii (Styelidae)*
P. gigantea : Hartmeyer 1909-11 = *Paramolgula gregaria (Molgulidae)*
P. glacialis : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia glacialis* non Sars, Alder 1863) = *Styela erstita (Styelidae)*
P. globifera : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia ovifera*
P. glomerata : Hartmeyer 1909-11 = *Heterocarpa glomerata (Styelidae)*
P. glutinans : Hartmeyer 1909-11 = *Eugyra glutinans (Molgulidae)*
P. granulata : Hartmeyer 1909-11 = *Styela granulata (Styelidae)*
P. gregaria : Hartmeyer 1909-11 = *Paramolgula gregaria (Molgulidae)*
P. gulla : Hartmeyer 1909-11 = *Dendrodoa aggregata (Styelidae)*
P. hirsuta : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia hirsuta*
P. hispida : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia hispida*
P. ianthinocloma : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. igaboga : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia hilgendorfi igaboga*
P. informis : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia informis* Forbes et Hanley 1848) = *Polycarpa sp. (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia informis* : Alder 1867) Espèce indéterminable
P. kurasboja : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura villata*
P. laevissima : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. limaeina : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura lessellata*
P. liouvillea Sluiter 1912 = *Bathypera splendens*
P. loricata : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura lessellata*
P. macrosiphonus : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura haustor*
P. magellanica : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. masuii Tokioka 1949 = *Pyura sanderi*
P. mediterranea Hartmeyer 1913 = *Pyura dura*
P. melocaelus : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia echinata*
P. molinae : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura chilensis*
P. morus : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura microcosmus*
P. mytiligera : Hartmeyer 1909-11 = *Polycarpa mytiligera (Styelidae)*
P. nodulosa : Hartmeyer 1909-11 = *Pyura chilensis*
P. nordenskjöldi : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia aurantium*
P. obesa non Sluiter 1912, Hartmeyer 1919 = *Pyura robusta*
P. ocellifera : Hartmeyer 1909-11 Espèce indéterminable
P. okai : Hartmeyer 1909-11 = *Halocynthia hilgendorfi*
P. opalina : Hartmeyer 1909-11 = *Styela sp. (Styelidae)*
P. ovalis : Hartmeyer 1909-11 = *nomen nudum*
P. ovata : Hartmeyer 1909-11 = *Styelidae* indéterminable
P. ovifera : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia ovifera*
P. oviformis : Hartmeyer 1909-11 = *Bolteuia ovifera*

Source : MNHN, Paris

P. owsloni : Hartmeyer 1909-11	=	*Halocynthia hilgendorfi owstani*
P. pachyderma : Hartmeyer (probablement faute d'orthographe pour *P. pachydermatina)*		
P. papillosa : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Ascidia papillosa* Linné 1767)	=	*Halocynthia papillosa*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia papillosa :* Traustedt 1880)	=	*Halocynthia pyriformis*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia papillosa :* Traustedt 1882)	=	*Halocynthia papillosa*
: Hartmeyer 1910-11 (au sens de *Cynthia papillosa :* Risso 1826)	=	*Styela rustica (Styelidae)*
P. (Halocynthia) pectinicata Michaelsen 1908	=	*Halocynthia pyriformis*
P. pedunculata : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Ascidia pedunculata* Bruguière 1782	=	*Bollenia avifera*
: Kott 1952 (au sens de *Bollenia pedunculata* Delhayes 1845, Hutton 1873)	=	*Pyura pachydermatina intermedia*
P. placenta : Hartmeyer 1909-11	=	*Dendrodoa aggregata (Styelidae)*
P. polycarpa : Hartmeyer 1909-11	=	*Polycarpa polycarpa (Styelidae)*
P. polycarpoides : Hartmeyer 1909-11	=	*Styelidae* indéterminable
P. pomaria : Hartmeyer 1909-11	=	*Polycarpa pomaria (Styelidae)*
P. pomifera : Hartmeyer 1909-11	=	*Halocynthia pyriformis*
P. praepucialis : Hartmeyer et Michaelsen 1928	=	Synonyme possible de *Pyura stolonifera*
P. pulchella : Hartmeyer 1909-11	=	*Halocynthia pyriformis*
P. pupa : Hartmeyer 1909-11	=	*Microcosmus pupa*
P. quadrangularis : Hartmeyer 1909-11	=	*Polycarpa sp. (Styelidae)*
P. ramus : Hartmeyer 1909-11		Espèce indéterminable
P. reniformis : Hartmeyer 1909-11	=	*Bollenia ovifera*
P. riiseana : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura vittata*
P. riiseana munita : Hartmeyer 1909-1911	=	*Pyura vittata*
P. ritteri : Hartmeyer 1909-11	=	*Halocynthia ritteri*
P. roretzi : Hartmeyer 1909-11	=	*Halocynthia roretzi*
P. rosea : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rosea* Alder 1863)	=	*Microcosmus claudicans*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de de *Cynthia rosea* non Alder, Sluiter 1887)	=	*Pyura roseola*
P. roulei Michaelsen 1908	=	*Pyura dura*
P. rubra : Hartmeyer 1909-11	=	*Bollenia avifera*
P. rubritabia : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura vittata*
P. rustica : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Ascidia rustica* Linné 1767)	=	*Styela rustica (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rustica :* Risso 1826)	=	*Halocynthia papillosa*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rustica :* Philippi 1843)	=	*Styela sp. (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rustica :* Kupffer 1871)	=	*Styela coriacea (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rustica :* Lanszweert 1868)	=	*Polycarpa rustica* (non Linné 1767, Lacaze-Duthiers et Delage 1892 *(Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rustica :* Norman)	=	*Dendrodoa aggregata (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia rustica :* Möbius 1893)	=	*Dendrodoa grossularia (Styelidae)*
P. sabulosa : Hartmeyer 1909-11	=	*Styela sabulosa (Styelidae)*
P. salebrosa : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura* du groupe *P. bouvetensis*
P. salsumiensis : Hartmeyer 1909-11		Espèce indéterminable
P. savignyi : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura microcosmus*
P. scabiscula : Hartmeyer 1909-11	=	*Polycarpa pomaria (Styelidae)*

Source : MNHN, Paris

P. scutellata : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura microcosmus*
P. sigillata : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura squamulosa*
P. socialis : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura chilensis*
P. solanoides : Hartmeyer 1909-11	=	*Microcosmas solanoides*
P. solearis : Hartmeyer 1909-11		Probablement une *Ascidiidae*
P. stellifera : Hartmeyer 1909-11	=	*Styela partita (Styelidae)*
P. subcarrulea : Hartmeyer 1909-11		Espèce indéterminable
P. subucculata : Hartmeyer 1909-11	=	*Polycarpa pomaria (Styelidae)*
P. superba : Hartmeyer 1909-11	=	*Halocynthia aurantium*
P. thompsoni : Hartmeyer 1909-11	=	*Boltenia ovifera*
P. torpida : Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura vittata*
P. transversaria : Hartmeyer 1909-11	=	*Boltenia transversaria*
P. tuberculata : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia tuberculata* Owen 1855)		Espèce indéterminable
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia tuberculata* non Owen, Herdman 1891)	=	*Pyura spinifera*
P. tuberosa : Hartmeyer 1909-11	=	*Polycarpa pomaria (Styelidae)*
P. variabilis : Hartmeyer 1909-11	=	*? Microcosmus exasperatus*
P. vistiae : Hartmeyer 1909-11	=	*Boltenia echinata*
P. verrucosa : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia verracosa* Lesson 1830)	=	*Styela sp. (Styelidae)*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia verrucosa* : Philippi 1843)	=	*Styela plicata (Styelidae)*
P. vestita : Hartmeyer 1909-11	=	*Styela vestita (Styelidae)*
P. villosa : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia villosa* Stimpson 1861)	=	*Boltenia villosa*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Halocynthia villosa* : Verrill 1789)	=	*Halocynthia aurantium*
: Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia villosa* : Kupffer 1874)	=	*Styela kapfferi (Styelidae)*
P. violacea : Hartmeyer 1909-11 (au sens de *Cynthia violacea* Alder 1863)	=	*Styelidae* indéterminable
P. violacea non (Alder), Pérès	=	*Pyura stolonifera*
P. vanhöffeni Hartmeyer 1909-11	=	*Pyura stolonifera*

GENRE *PYUROPSIS* Michaelsen 1912 synonyme de *Pyura*

P. novaeselandiae Michaelsen 1912	=	*Pyura novaeselandiae*
P. stabenrauchi : Michaelsen 1912	=	*Pyura stubenrauchi*

GENRE *RHABDOCYNTHIA* Herdman 1891 synonyme de *Pyura*

R. ceylonica Herdman 1906	=	*Pyura ceylonica*
R. complanata : Herdman 1891	=	*Pyura complanata*
R. drasehei : Herdman 1891	=	*Pyura* du groupe *P. momus*
R. latisinuosa Sluiter 1904	=	*Pyura latisinuosa*
R. mauritiana : Herdman 1891	=	*Pyura mauritiana*
R. mollis Herdman 1891	=	*Pyura mollis*
R. momus : Herdman 1891	=	*Pyura momus*
R. pallida : Herdman 1891	=	*Pyura pallida*
R. pallida billitonensis : Herdman 1891	=	*Pyura pallida billitonensis*
R. papietensis : Herdman 1891	=	*Pyura papietensis*
R. pyriformis : Herdman 1891 (erreur non *Ascidia pyriformis* Ratuke 1806)		Espèce inexistante
R. rosea : Herdman 1891 (au sens de *Cynthia rosea* non Alder, Sluiter 1887)	=	*Pyura roseola*
R. saccifornis : Herdman 1891	=	*Pyura saccifornis*
R. siphonalis Oka 1934	=	*Pyura siphonalis*
R. tenais Herdman 1891	=	*Pyura tenuis*

Source : MNHN, Paris

GENRE *TETHYUM* GUNNER 1765, Huntsman 1911
synonyme d'*Halocynthia* (1)

T. aurantium : Huntsman 1911 (au sens de *Ascidia aurantium* PALLAS 1787 : Redikorzev 1916 (au sens de *Ascidia aurantium* PALLAS 1787 + *Ascidia pyriformis* RATHKE 1806)	=	*Halocynthia aurantium*
	=	*Halocynthia aurantium* + *Halocynthia pyriformis*
T. igaboga : Huntsman 1911	=	*Halocynthia hilgendorfi igaboga*
T. coriaceum : Huntsman 1911	=	*Styela coriacea (Styelidae)*
T. hilgendorfi : Huntsman 1911	=	*Halocynthia hilgendorfi*
T. mierospinosum VAN NAME 1921	=	*Halocynthia pyriformis*
T. pyriforme : HUNTSMAN 1911	=	*Halocynthia pyriformis*
T. pyriforme americanum HUNTSMAN 1912	=	*Halocynthia pyriformis*
T. roretzii : Huntsman 1911	=	*Halocynthia roretzii*

(1) Nous n'énumérerons ici que les espèces qui ont été classées dans le genre *Tethyum* GUNNER 1765 (au sens d'Huntsman 1911 = *Halocynthia* sens actuel). HARTMEYER 1909-11 et SLUITER 1911 ont utilisé le genre *Tethyum* au sens de *Styela* (sens actuel).

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Adams (A.) et Adams (H.), 1858. — *The genera of recent Mollusca arranged according to their organisation.* **1**, 2, (1853-1858), London.

Agassiz (L.), 1848. — *Nomenclatoris zoologici index universalis.* Soloturi.

Agassiz (L.) 1850. — On the embryology of *Ascidia* and characteristics of new species from the shores of Massachussetts. *Proc. Amer. Ass. Boston*, **2**, (157-159).

Agassiz (A.), 1892. — General sketch of the expedition of the « Albatross » from February to May 1891 (ex : Reports on the dredging operations of the west coast of Central America to the Galapagos). *Bull. Mus. Harvard, Cambridge Mass.*, **23**.

Alder (J.), 1863. — Observation on the British Tunicata, with descriptions of several new species. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 3, **11**, (153-173).

Aloer (J.) et Hancock (A.), 1848. — A catalogue of the Mollusca of Northumberland and Durham. *Tr. Tyneside Club, Newcastle-upon-Tyne*, **1**, (97-209).

Alder (J.) et Hancock (A.), 1906. — *The British Tunicata*, an unfinished monograph. (Posthumous). Edited by J. Hopkinson. *Ray Society*, 2, (I-XXVIII, 1-162), 50 pl.

Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1923. — A list of Ascidians collected off Gothenburg. *Med. Goteborgs Mus. Zool. Aud.*, **28**, (7-20).

Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1925. — A remarkable Pyurid Tunicata from Novaya-Zemlya. *Ark. Zool.*, **16**, 15, (1-7).

Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1928. — Northern and arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum, IX. *Tunicata*, 3 *Molgulidae* and *Pyuridae*. *Kungl. Svensk. Veten. Akad. Handl.*, ser. 3, Bd 4, **9**, (1-101), 3 pl.

Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1950. — Ascidiacea. Part. I. In : *Further zoological results of the Swedish antarctic Expedition 1901-1903*, **3**, 4, (1-54), 4 pl.

Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1952. — Ascidiacea. Part. II. In : *Further zoological results of the Swedish antarctic Expedition 1901-1903*, **4**, 3, (3-41), 6 pl.

Ärnbäck-Christie-Linde (A.), 1952. — Tunicata - Ascidiacea. In : *Zoology of the Faröes. Copenhagen*, (1-52).

Azema (M.), 1929. — Note sur les cellules excrétrices des *Cynthiadae*. *Bull. Soc. Zool. France*, **54**, (13-20).

Azema (M.), 1937. — Recherche sur le sang et l'excrétion chez les Ascidies. *Ann. Inst. Océan. Paris*, N. S., **17**, 1, (1-130).

Beneden (E. van) et Selys-Longchamps (M. de), 1913. — Zoologie. Tuniciers Caducichordata (Ascidiacés et Thaliacés). *Résult. Voy. du S. Y. « Belgica »*, (1-122), pl. I-XVII.

Berrill (N. J.), 1928. — The identification and validity of certains species of Ascidians. *J. Mar. Biol. Ass. U. K. Plymouth*, **15**, (159-175).

Berrill (N. J.), 1948. — The nature of the ascidian tadpole, with reference to *Boltenia echinata*. *J. Morph.*, **82**, 3, (269-285).

Berrill (N. J.), 1950. — *The Tunicata.* With an account of the British species. *Ray Society, London*, (1-354).

Source : MNHN, Paris

BJERKAN (P.), 1908. — Ascidien. In : *Rep. Second Norw. Arct. Exp. in the « Fram »* 1898-1902, **4**, (1-15).

BLAINVILLE (M. de), 1824. — Mollusques. In : *Dictionnaire des Sciences Naturelles, Paris*, **32**, (1-392).

BLUMENBACH (I. F.), 1779. — *Handbuch der Naturgeschichte.* Göttingen, (1-80).

BLUNTSCHLI (H.), 1904. — Beobachtungen am Ovariolen der Monascidie *Cynthia microcosmus. Morphol. Jahrb.*, **32**, (391-450), pl. IX-X.

BONNEVIE (K.), 1896. — Ascidiae simplices og Ascidiae composites fra Nordhavs-Expeditionen. *Norske Nordhavs-Expeditionen* 1876/78, *Christiania*, **7**, nr. 23, 11, (1-16), pl. 3-4.

BOVIEN (P.), 1922. — Ascidiae from the Auckland and Campbell Island. (Holosomatous forms). *Vidensk. Medd. Dansk. Nat. Forh., Kjobenhavn*, **73**, (33-47), pl. 4.

BREWIN (B. I.), 1948. — Ascidians of the Hauraki gulf. Part. 1. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **77**, (115-138).

BREWIN (B. I.), 1950. — Ascidians from Otago Coastal Waters. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **78**, 1, (54-63).

BREWIN (B. I.), 1950. — Ascidians of New Zealand. Part. 5. Ascidians from the East Coast of the Great Barrier Island. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **78**, 2 et 3, (354-362).

BREWIN (B. I.), 1951. — Ascidians of the Hauraki gulf. Part. 2. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **79**, I, (104-113).

BREWIN (B. I.), 1952. — Ascidians of New Zealand. Part. 7. Ascidians of the East Cape Region. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **80**, 2, (187-195).

BREWIN (B. I.), 1956. — Ascidians from the Chatham Islands and the Chatham Rise. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **84**, 1, (121-137).

BREWIN (B. I.), 1957. — Ascidians of New Zealand. Part. X. Ascidians from the North Auckland. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **84**, 3, (577-580).

BREWIN (B. I.), 1958. — Ascidians of New Zealand. Part. XI. Ascidians of the Steward Island Region. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **85**, 3, (439-453).

BREWIN (B. I.), 1960. — Ascidians of New Zealand. Part. XII. Ascidians of the Cook Strait Region. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **88**, I, (119-120).

BRIEN (P.), 1948. — Tuniciers. In : P. P. Grassé, *Traité de Zoologie*, Paris, **11**, (553-930).

BRUGUIÈRE (M.), 1791. — *Tableau Encyclopédique et Méthodique*, Paris.

CARTER (H. J.), 1880. — Report on specimens dredged up from the Gulf of Manaar. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 5, **6**.

CARUS (J. V.), 1890. — Tunicata. In : *Prodromus Faunae Mediterranae* Stuttgart, **2**.

CHIAJE (DELLE S.), 1828. — *Memoriae sulla Storia e Anatomia degli Animali senza Verlebre del Regno di Napoli*, **3**, Napoli.

CHIAJE (DELLE S.), 1853. — « Sans titre ». In : Cavolini, *Memorie Postume*, Benvenuto.

COMTE (I. A.), 1840. — *Règne animal de Cuvier disposé en tableau méthodique.* Livraison nº 28 : *Acéphales sans coquilles*, Paris.

COQUEBERT (C. A.), 1797. — Mémoire sur deux espèces d'Ascidies. *Bull. Soc. Phil.*, Paris, 2.

CUNNINGHAM (R. O.), 1871. — Notes on the Reptiles, Amphibia, Fisches, Mollusca and Crustacea obtained during the voyage of H. M. S. « Nassau » in the years 1866-1869. *Trans. Linn. Soc. London*, **27**, (465-502). Pl. 58-59.

CUVIER (G.), 1815. — Mémoire sur les Ascidies et sur leur Anatomie. *Mém. Muséum Paris*, **2**, (10-39), pl. 1-3.

Source : MNHN, Paris

DALL (W. H.), 1872. — Descriptions of sixty new forms of Mollusks from the West coast of the North America and the North Pacific ocean, with notes on others already described. *Amer. J. Conch., Philadelphia*, **7**, (93-160).

DAS (S. M.), 1938. — On *Herdmania (Ithabdocynthia) ennurensis* n. sp. (A new Monascidien from Madras). *Proc. Indian Acad. Sci.*, **11**, B, (50-61).

DELAGE (Y.). — Voir LACAZE-DUTHIERS (H.) et DELAGE (Y.).

DELLE CHIAJE (S.). — Voir CHIAJE (DELLE S.).

DERJUGIN (K. M.), 1906. — Die Murmansche biologische Station 1899. *Trav. Soc. Nat. Petersburg*, **37**, (1-179).

DRASCHE (R. von), 1884. — Über einige uml weiniger gekannte aussereuropäische einfache Ascidien. *Denk. Akad. Wien*, **48**, (369-386), 8 pl.

DUJARDIN (M. F.), 1840. — *Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Édit. 2, **3**. Paris.

FISCHER-PIETTE (E.) et GAILLARD (J. M.), 1950. — Sur l'écologie du Tunicier *Pyura savignyi* Philippi dans la zone des marées. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, **33**, (20-23).

FORBES (E.) et HANLEY (S.), 1848. — 1849. — 1852. — *A history of British Mollusca and their shells*, **1**, **2** et **4**, App., London.

GAILLARD (J. M.). — Voir FISCHER-PIETTE (E.) et GAILLARD (J. M.).

GAIMARD (P.). — Voir QUOY (J.) et GAIMARD (P.).

GISTEL (J.), 1848. — *Naturgeschichte des Tierreichs für höhere Schulen*. Stuttgart.

GMELIN (J. F.), 1791. — Systema naturae, ed. 13. Aucta reformata cura J. F. Gmelin, 1, 6, Lipsiae.

GOULD (A.), 1852. — Mollusca and Shells. *U. S. Explor. Expedition during the years 1838 till 1842 under C. Wilkes*, **12**, (I-XV et 1-510), Atlas parn en 1856, (I-XVI), pl. 1-52.

HAECKEL (E.), 1903. — *Kunstformen der Natur*. Leipzig uml Wien.

HANCOCK (A.). — Voir ALDER (J.) et HANCOCK (A.).

HANLEY (S.). — Voir FORBES (E.) et HANLEY (S.).

HARANT (H.), 1927. — La faune ascidiologique de Banyuls et de Sète, essai de révision des Ascidies de la Méditerranée occidentale. *Ann. Inst. Océan. Paris*, **4**, (209-251).

HARANT (H.), 1927. — Introduction synoptique à une Faune de France des Tuniciers : Ascidies stolidobranchiates. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **508**, (1-10).

HARANT (H.), 1927. — Sur un genre nouveau d'Ascidies simples : *Bolteniopsis prenanti* n. gen., n. sp. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **487**, (1-7).

HARANT (H.), 1929. — Ascidies provenant des croisières du Prince Albert Ier de Monaco. *Res. Camp. Sci. Monaco*, **75**, (1-112), 2 pl.

HARANT (H.), 1931. — Liste des Ascidies de Banyuls. *Arch. Zool. Exp. Géné. Notes et revues*, **70**, (15-22).

HARANT (H.), 1951. — Les Tuniciers comestibles. *Languedoc médical*, **3**, (1-3).

HARANT (H.) et VERNIÈRES (P.), 1933. — Tuniciers, fascicule I : Ascidies. *Faune de France*, **27**, (1-99).

HARTMEYER (R.), 1899. — Die Monascidien der Bremer Expedition nach Ost-Spitzenberg im Jahre 1889. *Zool. Jahrb. Syst.*, **12**, (453-520), pl. 23-23.

HARTMEYER (R.), 1903. — Die Ascidien des Arktis. In : Römer und Schaudin *Fauna arctica*, **3**, (91-412), 14 pl.

Source : MNHN, Paris

HARTMEYER (R.), 1905. — Ascidien von Mauritius *Zool. Jahr. Iena*, Suppl. 8 (383-400), 1 pl.

HARTMEYER (R.), 1906. — Ein beitrage zur Kenntnis der japanischen Ascidien-Fauna. *Zool. Anz.*, **31**, 1, (1-31).

HARTMEYER (R.), 1908. — Die systematische Stellung der Gattung *Glandula*. *Zool. Anz.*, **34**, (144-150).

HARTMEYER (R.), 1921. — Studien an Wesgrönländischen. *Medd. Gronland Kobenhavn*, **42**, (1-137), pl. 1.

HARTMEYER (R.), 1922. — Miscellanea Ascidiologica. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **10**, (301-323).

HARTMEYER (R.), 1923. — Ascidiacea, part. 1, Zugleich eine Übersicht überdie arktische und boreale Ascidienfauna auf Tiergeographischer Grundlage. *Danish Ingolf Exp.*, **2**, n° 6, (1-365).

HARTMEYER (R.), 1924. — Ascidiacea, part. 2. Zugleich eine Übersicht überdie arktische und boreale Ascidienfauna auf Tiergeographischer Grundlage. *Danish Ingolf Exp.*, **2**, n° 7, (1-275).

HARTMEYER (R.), 1927. — Zur Kenntnis phlebobranchiater und dictyobranchiater Ascidien. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **13**, (157-194).

HARTMEYER (R.) et MICHAELSEN (W.), 1928. — Ascidiae Dictyobranchiae und Ptychobranchiae. *Fauna Sudwest Australiens*, **5**, (251-460).

HASTINGS (Anna B.), 1931. — Tunicata. *In* Great Barrier Reef Expedition 1928-1929. *Sci. Rep. London*, **4**, 3, (69-110), 3 pl.

HELLER (C.), 1877. — Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen und Mittelmeeres III. *Denk. Kais. Akad. Wiss. Math. Nat. Classe, Wien*, **37**, (241-272), 6 pl.

HELLER (C.), 1878. — Beitrage zur näherenkenntnis der Tunicaten. *Sitz. Ber. Kais. Akad. Wiss. Math. Nat. Classe Wien*, **77**, 1, (83-111).

HERDMAN (W. A.), 1881. — Preliminary Report on the Tunicata of the « Challenger » Expedition, part. III. *Cynthiadae. Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **11**, (52-88).

HERDMAN (W. A.), 1882. — Report on the Tunicata collected during the Voyage of H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. Part. I. Ascidiae simplices. *Rep. Voy. Challenger, Edinburgh*, **6**, (1-285), 34 pl.

HERDMAN (W. A.), 1882. — On the genus *Culeolus*. *Proc. Roy. Soc. London*, **33**.

HERDMAN (W. A.), 1883. — Report on the Tunicata collected during the cruises of H. M. S. « Triton » in the summer of 1882. *Tr. R. Soc. Edinburgh*, **32**, 1.

HERDMAN (W. A.), 1884. — Report upon the Tunicata dredged during the cruises of H. M. S. « Porcupine » and « Lightning » in the summers of 1868 and 1870. *Tr. R. Soc. Edinburgh*, **32**, 2.

HERDMAN (W. A.), 1886. — Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876, part. II, App. A. Supplementary report upon the Ascidiae simplices. *Rep. Voy. Challenger Edinburgh*, **14**, (401-418), 3 pl.

HERDMAN (W. A.), 1888. — Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876, part III, App. A. Description of two new species of simple Ascidians. *Rep. Voy. Challenger Edinburgh*, **27**.

HERDMAN (W. A.), 1891. — A revised classification of the Tunicata, with definitions of the orders, suborders, families, sub-families and genera, and analytical keys to the species. *J. Lin. Soc. Zool. London*, **23**, (558-652).

HERDMAN (W. A.), 1898. — Description of some simple Ascidians collected in Puget Sound, Pacific. *P. Liverp. Biol. Soc.*, 12, (248-267).

HERDMAN (W. A.), 1898. — Note on the Tunicate Fauna of Australian Seas. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, **1**, (443-450).

Source : MNHN, Paris

HERDMAN (W. A.), 1899. — Descriptive catalogue of the Tunicata in the Australian Museum Sydney, N. S. W. *Austr. Mus. Sydney Catalogue, Liverpool*, **8**, 18, (1-139).

HERDMAN (W. A.), 1906. — Report on the Tunicata collected by Professor Herdman at Ceylon in 1902. *Rep. Pearl Oyster Fish. London*, **5**, 6 (295-348).

HERDMAN (W. A.), 1910. — Tunicata. *Nat. Antarctic Exped. (Ship « Discovery »)*, 1901-1904, *Nat. Hist.*, **5**, (1-26).

HERDMAN (W. A.), 1912. — The Tunicata of the Scottish National Antarctic Expedition, 1902-1904. *Tr. R. Soc. Edinburgh*, **48**, (305-320).

HERDMAN W. A.), 1923. — Ascidiae Simplicae. *Australian Antarctic Expedition Sci. Rep.*, ser. C, **3**, part. 3.

HERDMAN (W. A.) et RIDELL (W.), 1913. — The Tunicata obtained during the Expedition of the H. M. C. S. « Thetis » on the coast of New South Wales in 1898. *Mem. Austr. Mus. Sydney*, **4**, (873-889), pl. XC-XCII.

HOPKINSON (J.), 1913. — A bibliography of the Tunicata : 1469-1910. *Roy. Soc. London* (1-228), pl. I-XII.

HUNTSMAN (A. G.), 1912. — Ascidians from the coasts of Canada. *Trans. Canadian Inst. Toronto*, **9**, (111-118).

HUNTSMAN (A. G.), 1921. — The genera of simple Ascidians of Savigny and Fleming with remarks on nomenclature. *Trans. Canad. Inst. Toronto*, **14**, (197-204).

HUTTON (F. W.), 1873. — Catalogue of the marine Mollusca of New Zealand. Wellington.

KINGSLEY (J. S.), 1901. — Preliminary catalogue of the marine Invertebrata of Casco Bay, Maine. *P. Portland Soc. Nat. Hist.*, **2**, 5, (159-183).

KOTT (P.), 1952. — The Ascidians of Australia I. *Stolidobranchiata* Lahille and *Phlebobranchiata* Lahille. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, **3**, 3, (205-336).

KOTT (P.), 1954. — Tunicata. Ascidians. *Antarctic Research Exped.*, 1929-1932, *Rep.*, ser. B, **1**, 4, (123-182).

KOTT (P.), 1956. — A new species of Ascidian (Genus *Culeolus* Herdman, family *Pyuridae*) from the west coast of Tasmania. *Rec. Aust. Mus.*, **24**, 6, (59-60).

KOTT (P.), 1957. — The sessile Tunicata. *John Murray Exp.*, 1933-1934, *Sci. Rep.*, **10**, 4, (129-149).

KUPFFER (C.), 1875. — Tunicata. *Ber. Komm. D. Meere*, 1872-1873, *Kiel*, **2**, (197-228), 2 pl.

LACAZE-DUTHIERS (H.), 1884. — Sur un élément microscopique pouvant guider dans la détermination des Cynthiadées. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 99.

LACAZE-DUTHIERS (H.) et DELAGE (Y.), 1892. — Faune des Cynthiadées de Roscoff et des côtes de Bretagne. *Mém. Acad. Sci.*, **45**, (1-273).

LAHILLE (F.), 1886. — La taxonomie des Tuniciers. *C. R. Soc. Toulouse* (667-677).

LAMARK (J. B.), 1816. — *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, **3**, Paris.

LELORGNE DE SAVIGNY (J. C.), voir SAVIGNY.

LESSON (R. P.), 1830. — *Centurie zoologique*. Paris.

LESSON (R. P.), 1830. — Zoologie *in Duperrey, voyage autour du Monde sur la corvette « La Coquille »*, 1822-1825, **2**, **1**, Paris.

LESUEUR (C. A.), 1823. — Descriptions of several new species of Ascidia. *J. Acad. Philad., Philadelphia*, **3**.

LINNÉ (C. V.), 1767. — *Systema naturae*, éd. 12, **1**, 2, (Insecta, Vermes). Holmiae.

Source : MNHN, Paris

LÜTZEN (J.), 1959. — Sessile Tunicata (Ascidiacea). *Medd. Om. Grønland*, **81**, 3, (1-49).

MAC INTOSH (W. C.), 1866. — Observations on the Marine Zoology of North West, Outer Hebrides. *P. R. Soc. Edinburg*, **5**, (600-604).

MAC LEAY (W. S.), 1825. — Anatomical observations on the natural group of Tunicata with the description of three species collected in Fox Channel during the late Northern Expedition. *Tr. Linn. soc. London*, **14**, (527-555).

METCALF (M.M.), 1900. — Notes on the morphology of the Tunicata. *Zool. Jahr. Anat. Jena*, **13**, (495-602).

MICHAELSEN (W.), 1898. — Vorläufige Mitteilung über einige Tunicaten aus dem magalhaensischaen Gebiet, sowie von Südgeorgien. *Zool. Anz. Leipsig*, **21**, (363-372).

MICHAELSEN (W.), 1900. — Die Holosomen Ascidien des magalhaensischaen Südgeorgischen Gebeites. *Zoologica, Stuttgart*, **12**, **31**, (1-148).

MICHAELSEN (W.), 1904. — Die Stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutsch. Tiefsee Exp.*, **7**, (183-260), pl. 10-13.

MICHAELSEN (W.), 1905. — Revision von Hellers Ascidientypen aus dem Museum Godeffroy. *Zool. Jahr. Syst. Jena*, suppl. 8.

MICHAELSEN (W.), 1908. — Die Pyuriden (Halocynthiiden) des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. *Mitt. Mus. Hamburg*, **25**.

MICHAELSEN (W.), 1912. — Die *Tethyiden* (*Styetiden*) des Naturhistorischen Museums zu Hambourg, nebst Nachtrag und Anhang, einige andere Familien betreffend. *Jahrb. Wiss. Anst. Hamburg*, **28**, 2, (109-186).

MICHAELSEN (W.), 1914. — Über einige westafrikanische Ascidien. *Zool. Anz. Leipsig*, **42**, (423-432).

MICHAELSEN (W.), 1915. — Tunicata. Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas Hamburg, (1-518), pl. XVI-XIX.

MICHAELSEN (W.), 1918. — Die Ptychobranchien und Diktyobranchien Ascidien des westlischen Indischen Ozeans. *Jahr. Hamburg Wiss. Anst.*, **2**, 35, (1-71), 1 pl.

MICHAELSEN (W.), 1918. — Ascidia Ptychobranchia und Dictyobranchia des Roten Meeres *in* Exp. S. M. Schiff « Pola » in das Rote Meer. *Zool. Ergeb.*, 32 et 33. *Denk. Akad. Wiss. Math. Nat. Klasse Wien*, **95**, (1-20), 1 pl.

MICHAELSEN (W.), 1921. — Ascidien von westlichen Indischen Ozean aus der Reichsmuseum zu Stockholm. *Ark. Zool.*, **13**, 23, (1-25), 1 pl.

MICHAELSEN (W.), 1922. — Neue und altbekannte Ascidien aus dem Reichmuseum zu Stockholm. *Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg*, **40**, (1-60).

MICHAELSEN (W.), 1922. — Ascidiae Ptychobranchiae und Diktyobranchiae von Neueseeland und dem Chatham-Inseln. *Vid. Medd. Nat. For. Kjöbenhavn*, **73**, (359-498).

MICHAELSEN (W.), 1927. — Einige neue westaustralische Ptychobranchiae Ascidien. *Zool. Anz. Leipsig*, **71**, (193-203).

MICHAELSEN (W.), 1934. — The Ascidians of the Cape Province of South Africa. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, **22**, 2, (129-163), 1 pl.

MILLAR (R. H.), 1951. — The development and early stages of the Ascidian *Pyura squamulosa* (Alder). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **30**, (27-31).

MILLAR (R. H.), 1954. — The development of the Ascidian *Pyura microcosmus* (Savigny). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **33**, (403-407).

MILLAR (R. H.), 1955. — Ascidiacea. *Rep. Swedish deep-sea Exp.*, n. s., **2**, 18, (223-236).

MILLAR (R. H.), 1955. — On a collection of Ascidians from South Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, **125**, pt. 1, (169-221).

Source : MNHN, Paris

MILLAR (R. H.), 1956. — Notes on some Ascidians from Sierra Leone and Gambia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, **9** (409-417).

MILLAR (R. H.), 1956. — Ascidians from Mozambique, East Africa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. **12**, 9, (913-932).

MILLAR (R. H.). — Some Ascidians from Brasil. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 13, **1**, (497-514).

MILLAR (R. H.), 1957-1959. — Ascidiacea. *Galathea Report*, **1**, (189-209), 1 pl.

MILAR (R. H.), 1959. — On a small collection of Ascidians from the Öresund and South-Eastern Kattegat. *Lund. Univ. Årssk.*, n. f., aud. 2, **56**, 1, (1-17).

MILLAR (R. H.), 1960. — Ascidiacea. *The fauna of the Clyde area sea* (1-16).

MILLAR (R. H.), 1960. — Ascidiacea. *Discovery reports*, **30**, (1-60), 6 pl.

MILLAR (R. H.), 1961. — Ascidians from Mozambique. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 13, **4**, (11-16).

MILLAR (R. H.), 1962. — Some Ascidians from the Caribbean. *Stud. Fauna Curaçao Caribb. Islands*, **13**, (61-77).

MILLAR (R. H.), 1962. — Further descriptions of south african Ascidians. *Ann. South African Mus.*, **46**, 7, (113-221).

MILLAR (R. H.), 1963. — Australian Ascidians in the British Museum (Natural History). *Proc. Zool. Soc. London*, **141**, pt. 4, (689-746).

MILLAR (R. H.), 1964. — Scientific reports of the Danish deep-sea expedition. Ascidiacea : additional material. *Galathea report*, **7**, (59-62), 1 pl.

MOLINA (J.), 1782. — *Saggio sulla storia naturale del Chili*, 4, *Animali del Chili*, ed. I, Bologna.

MÖLLER (H. P. C.), 1842. — Index Molluscorum Grönlandiae. *Naturh. Tidskr.*, **4**, *Kopenhagen*.

MONNIOT (C.), 1961. — Les parasites de *Microcosmus* Heller et les modalités de leur répartition. *Vie et Milieu*, **12**, 1, (97-103).

MONNIOT (C.), 1961. — Considérations sur la structure de la branchie des Pyuridae. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **253**, (2120-2122).

MONNIOT (C.), 1962. — Les *Microcosmus* des côtes de France. *Vie et Milieu*, **12**, 3, (397-432).

MONNIOT (C.), 1963. — *Cratostigma regularis* n. sp., Ascidie des gravelles de la région de Marseille. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, **28**, fasc. 43, (55-59).

MONNIOT (C.), 1965. — Sur la position systématique de *Bolteniopsis prenanti*, (Ascidies Pyuridae), *C. R. Acad. Sci.* (Sous presse).

MONNIOT (C.), 1965. — La faune des « blocs à Microcosmes » des fonds chalutables de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu* (sous presse).

MONNIOT (C.) et MONNIOT (F.), 1961. — Recherches sur les Ascidies interstitielles des gravelles à Amphioxus (2e note). *Vie et Milieu*, **12**, 2, (269-283).

MONNIOT (C.) et MONNIOT (F.), 1963. — Présence à Bergen et à Roscoff de *Pyuridae* psammicoles du genre *Heterostigma*. *Sarsia*, **13**, (51-57).

MONNIOT (F.), 1962. — Recherches sur les graviers à Amphioxus de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, **12**, 2, (231-322).

MONNIOT (F.), 1965. — Ascidies interstitielles des côtes d'Europe. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris*, (sous presse).

MÜLLER (O. F.), 1776. — *Zoologiae Danicae Prodromus*. Havniae.

MÜLLER (Joh.), 1851. — « Sans titre ». *Arch. Anat. Physiol. Med., Berlin*.

OKA (A.), 1906. — Notizen über japanische Ascidien. *Annot. Zool. Jap. Tokyo*, **6**, part. 1, (37-52).

OKA (A.), 1915. — Report upon the Tunicata in the collection of the Indian Museum. *Mem. Ind. Mus.*, **6**, (1-33), 5 pl.

Source : MNHN, Paris

OKA (A.), 1926. — A revision of the spiniferous species of *Cynthia* (Aseidiae simplices) with description of a new species. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **2**, (559-561).

OKA (A.), 1926. — On the local varietles of the edlble Ascidian of Japan. (*Cynthia roretzi* v. Drasche). *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **2**, (292-561).

OKA (A.), 1928. — Über eingen neuen *Culeolus* aus dem westlichen Pazlfik. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **4**, (226-228).

OKA (A.), 1929. — Ueber eine neue gestielte Monascidie *Podocynthia turboja* n. g., n. sp. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **5**, (94-96).

OKA (A.), 1929. — Ueber eine neue *Hartmeyeria* aus Japan. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **5**, (351-353).

OKA (A.), 1930. — Über eine merkwürdige *Cynthiidae* aus der Bucht von Sagami. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **6**, (317-320).

OKA (A.), 1932. — Über eine neue stachelige *Cynthia* Art aus Sagami Bucht. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **8**, (131-134).

OKA (A.), 1932. — Über das Vorkommen von *Cynthia villata* in Japan. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **8**, (259-261).

OKA (A.), 1933. — Ueber eine neue Species von *Rhabdocynthia* aus Sagamibucht. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **9**, (648-651).

OKA (A.), 1934. — Über *Cynthia iburi* n. sp., eine neue Cynthia Art mit quergerichteten Klemenspalten. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **10**, (695-697).

OKA (A.), 1935. — Report of the biological survey of Mutsu Bay 28, Ascidiae Simplices. *Sci. Repl. Tohoku Univ.*, **141**, 10, (428-466.)

OSTROUMOFF (A.) et PAVLENKO (M. S.), 1911. — Sur les Ascidiens de la Baie de Pierre le Grand. *Ann. Mus. Zool. Saint-Pétersbourg*, **15**, (19-29).

PACKARD (A. S.), 1863. — Animals dredged near Caribou Island during 1860-1863. *Canad. Nat. Geolog., Montreal*, **8**, (401-429), 2 pl.

PALLAS (P. S.), 1887. — Marina varia nova et rariosa. *N. Acta Ac. Petrop., St-Petersburg*, **2**, (240-242).

PAVLENKO (M. S.),. — Voir OSTNOUMOFF (A.).

PÉRÈS (J. M.), 1943. — Recherches sur le sang et les organes neuraux des Ascidies. *Thèses Paris*, (229-359).

PÉRÈS (J. M.), 1948. — Sur une collection d'Ascidies de la zone intercotidale de Dakar. *Bull Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **20**, 1, (87-95).

PÉRÈS (J. M.), 1949.— Contribution à l'étude des Aseidies de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. I. F. A. N.*, **11**.

PÉRÈS (J. M.), 1955. — Sur une Ascidie nouvelle récoltée dans la gravelle de Castiglione. (*Heterostigma gravellophila* nov. sp.). *Bull. St. Aquic. Pech. Castiglione*, ns., **7**, (299-303).

PÉRÈS (J. M.), 1956. — Ascidies. *Résultats Scient. Camp. Calypso*, Fasc. 2, (265-304).

PÉRÈS (J. M.), 1957. — Ascidies récoltées dans les parages des Baléares par le « Professeur Lacaze-Duthiers » (première partie : Majorque et Minorque). *Vie et Milieu*, suppl. n° 6 (177-184).

PÉRÈS (J. M.), 1957. — Ascidies récoltées dans les parages des Baléares par le « Professeur Lacaze-Duthiers » (deuxième partie : Iviza et San Antonio). *Vie et Milieu*, suppl. n° 6, (223-234).

PÉRÈS (J. M.), 1958. — Ascidies récoltées sur les côtes méditerranéennes d'Israël. *Bull. Res. Counc. Israel*, **7**, B, 3-4, (143-150).

PÉRÈS (J. M.), 1958. — Ascidies de la baie de Haïfa collectées par E. Gottlieb. *Bull. Res. Counc. Israel*, **7**, B, 3-4, (151-164).

PÉRÈS (J. M.), 1959. — Ascidies, *in* XIII Campagne de la Calypso en mer d'Alboran et dans la baie Ibéro-Marocaine 1958. *Result. Scien. Camp. Calypso*, F, IV, (295-313).

Source : MNHN, Paris

Pérès (J. M.), 1959. — Ascidies récoltées sur les côtes d'Algérie par le « Professeur Lacaze-Duthiers » (1952), (I). *Vie et Milieu*, **10**, 2, (189-194).

Pérès (J. M.), 1959. — Note sur deux Ascidies des côtes de Provence dont une nouvelle pour la Méditerranée et la faune de France. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*, fasc. 26, bull. 16, (149-150).

Quoy (J.) et Gaimard (P.), 1834. — *Voyage de découvertes de l'Astrolabe; Zoologie*, **3**, (1-952), Paris.

Rathke (J.), 1806. — *Zoologia danica*, 4, Havniae.

Rathke (H.), 1843. — Beiträge zur Fauna Norwegens. *Verh. Ac. Leop.*, **20**, (1-264).

Redikorzew (W.), 1911. — Ascidia of the Arctic Ocean. Saint-Petersburg *Trav. Soc. Nat.*, **41**, (85-175).

Riddell (W.). — Voir Herdman (W. A.) et Riddell.

Rink (H.), 1857. — Grenlands Sopunge (Tunicata), supplement til de zoologiske Tillaeg. *Naturhistoriske Tillaeg til en geographisk og statistisk*, Beskrisvelse af Gronland, Kopenhagen, **2**, (1-712).

Risso (A.), 1826. — *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale*, **4**. Paris.

Ritter (W. E.), 1900. — Some Ascidians from Puget Sound, collections of 1896. *Ann. New York Acad.*, **12**, 11 (589-616), pl. 18-20.

Ritter (W. E.), 1901. — The Ascidians, *in* Papers from the Harriman Alaska Expedition XXXIII. *P. Washington Acad.*, **3**, (225-266), pl. 17-30.

Ritter (W. E.), 1907. — The Ascidians collected by the United States Fischeries Bureau Steamer Albatross on the Coast of California during the summer of 1904. *Univ. California Publ. Zool. Berkley.*, **4**, **1**, (1-52), pl. 1-3.

Ritter (W. E.), 1909. — *Halocynthia johnsoni* n. sp., a comprehensive inquiry as to the extent of law and order that prevails in a single animal species. *Univ. California Publ. Zool. Berkley*, **6**, (65-114), pl. 7-14.

Ritter (W. E.), 1913. — The simple Ascidians from the Northeastern Pacific in the collection of the United States National Museum. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **45** (427-505).

Ritter (W. E.) et Forsyth (R. A.), 1917. — Ascidians of the littoral zone of Southern California. *Univ. California Pub. Zool Berkley*, **16** (439-512), pl. 38-46.

Roule (L.), 1885. — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (famille des Cynthiadées). *Ann. Sci. Nat.*, ser. 6, **20**, (136-229), 13 pl.

Sars (M.), 1851. — Beretning om en i Sommeren 1849 foretagen zoologiske Reise i Lofoten of Finnmarken. *Nyt. Mag. Natur., Christiania*, **6**, (121-211).

Sars (M.), 1858. — Bidrag til en skildring af den arktiske mollusk fauna ved Norges nordlige. *Kysl. Rorh. Selsk. Christiania* (34-87).

Savigny (J. C. Lelorgne de), 1816. — *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, **2**, (1-239), 24 pl.

Selys-Longchamps (M. de). — Voir Benedin (E. van) et Selys-Longchamps (M. de).

Sluiter (C. Ph.), 1885. — Über einige einfache Ascidien von der Insel Billiton. *Naluurk. Tijdschr. Nederl. Ind.*, **45**, (160-232).

Sluiter (C. Ph.), 1887. — Einfache Ascidien ans der Bai von Batavia. *Naluurk. Tijdschr. Nederl. Ind.*, **46**, (242-266).

Sluiter (C. Ph.), 1897. — Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Südafrika Ergebnisse einer Reise von Prof. Max Weber im Jahre 1894, II. Tunicaten von Süd Afrika. *Zool. Jahrb. Syst.*, **11**, (1-64).

Source : MNHN, Paris

SLUITER (C. Ph.), 1898. — Tuniciers recueillis en 1896 par la « Chazalie » dans la mer des Antilles. *Mem. Soc. zool. France*, **11**, (5-34), pl. 1-111.

SLUITER (C. Ph.), 1900. — Tunicaten aus dem Stillen Ocean. *Zool. Jahrb. Syst.*, **13**, (1-35), pl. 1-IV.

SLUITER (C. Ph.), 1904. — Die Tunicaten der Siboga-Expeditlon I Abt. Die sozialen und holosomen Ascidien. *Siboga Exp.*, 54 a, (1-139), 16 pl.

SLUITER (C. Ph.), 1905. — Tuniciers recueillis en 1904 par M. Ch. Gravier dans le golfe de Tadjourah (Somalie française). *Bull. Mus. Paris*, 1905 (note préliminaire). *Mem. Soc. Zool. France*, **18**, (5-21), pl. I et II.

SLUITER (C. Ph.), 1906. — Note préliminaire sur les Ascidiens holostomates de l'Expédition Antarctique française commandée par le Dr Charcot. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* (note préliminaire).

SLUITER (C. Ph.), 1906. — Seconde note sur les Tuniciers recueillis dans l'Antarctique par l'Expédition du Dr Charcot. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* (note préliminaire).

SLUITER (C. Ph.), 1907. — Tuniciers. In : *Expédition Antarctique française*, **6**, (1-48), 5 pl.

SLUITER (C. Ph.), 1912. — Les Ascidiens de l'Expédition antarctique française du « Pourquoi-Pas ? » commandée par le Dr Charcot, 1908-1909. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (452-460).

SLUITER (C. Ph.), 1914. — Les Tuniciens. In : *Deuxième Expédition Antarctique française*, **7**, (1-39), pl. 1-4.

SLUITER (C. Ph.), 1914. — Ascidien von den Aru Inseln. *Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt a. M.*, **35**, (63-78), 2 pl.

SLUITER (C. Ph.), 1927. — Les Ascidies de la côte Atlantique du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc, Rabat*, 7, (50-99).

SLUITER (C. Ph.), 1928. — Première note complémentaire sur « les Ascidies de la côte atlantique du Maroc » d'après les recherches de l'Office de faunistique du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 8, (162-168).

STIMPSON (W.), 1852. — Several new Ascidians from the coast of the U.S. *P. Boston Soc.*, 4, (228-232).

STIMPSON (W.), 1860. — A trip to Beaufort, N. Carolina. *Amer. J. Sci.*, ser. 2, **29**, (442-445).

STIMPSON (W.), 1864. — Synopsis of the marine Invertebrata of Grand Manan. *Smithson Contr., Washington*, 6, (1-68), 3 pl.

STIMPSON (W.), 1864. — Description of new species of marine Invertebrata from Puget Sound. *P. Acad. Philad.*, n. ser., **16**, (153-161).

TOKIOKA (T.), 1949. — Contributions to japanese Ascidian fauna. I — Ascidians collected by Prof. Miyachi and Mr. Masui during the bottom survey 1939-1940. *Pub. Seto, Mar. Biol. Lab.*, **1**, 1, (1-17), 7 pl.

TOKIOKA (T.), 1949. — Contrihutions to japanese Ascidian fauna. II — Notes on some ascidians collected chiefly along the coast of Kii Peninsula. *Pub. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **1**, 2, (39-64), 1 pl.

TOKIOKA (T), 1950. — Ascidians from the Palao Islands, I. *Pub. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **1**, (115-150), 2 pl.

TOKIOKA (T.), 1951. — Contributions to japanese Ascidian fauna, IV. Notes on some Ascidians collected in Osaka Bay, I. *Pub. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **1**, 4, (169-182), 1 pl.

TOKIOKA (T.), 1951. — The fauna of Akkeshii bay, XVIII Ascidia. *Pub. Akkeshii Mar. Biol. Stat.*, **2**, 1, (1-22), 2 pl.

TOKIOKA (T.), 1952. — Ascidians collected by Messrs. Renzi Wada with Seiza Wada from the pearl-oyster bed in the Arafura Sea in 1940. *Pub. Seto. mar. biol. Lab.*, **2**, 2, (91-142).

Source : MNHN, Paris

Tokioka (T.), 1953. — Contributions to japanese Ascidian fauna. V — Ascidians collected near the Marine Biological Laboratory of Hiroshima University in the Inland sea., *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **3**, 1, (1-26).

Tokioka (T.), 1953. — Contribution to japanese Ascidian fauna. VI — Simple Ascidians of the Museum of Hokkaido. *Publ. Seto. Mar. Biol. lab.*, **3**, 1, (27-32), 1 pl.

Tokioka (T.), 1953. — Ascidians of Sagami Bay collected by his Majesty the Emperor of Japan. Tokyo (1-174) *en japonais*, (175-315) *en anglais*, 79 pl.

Tokioka (T.), 1953. — Invertebrate fauna of the intertidal zone and the Tokara islands VII Ascidians. *Pub. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **3**, (239-264), 20 pl.

Tokioka (T.), 1954. — Contributions to japanese Ascidian fauna. X — Notes on some Ascidians collected in Osaka Bay. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **4**, 1, (75-98), 4 pl.

Tokioka (T.), 1955. — Contributions to japanese Ascidian fauna. XI — Sporadic memoranda (2). *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **4**, 2-3, (205-218), 4 pl.

Tokioka (T.), 1955. — Ascidians from the Palao Islands II. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **5**, (43-57), 6 pl.

Tokioka (T.), 1959. — Contributions to japanese Ascidian fauna. XIII — Sporadic memoranda (4). *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **7**, 2, (223-236), 7 pl.

Tokioka (T.), 1960. — Contributions to japanese Ascidian fauna. XVII — Asdians found in the benthonic samples dredged in the Ariake Sea 1957-1958. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **8**, 1, (205-221), 5 pl.

Tokioka (T.), 1960. — Contributions to japanese Ascidian fauna. XVI — On some Asciclians from the northern waters of Japan and the neighbouring subarctic waters. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **8**, 1, (191-204), 6 pl.

Tokioka (T.), 1961. — Ascidians collected during the Melanesia expedition of the Osaka Museum of natural History. I — Ascidians presented by Dr R. L. A. Catala of the Aquarium of Noumea. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **9**, 1, (103-138), 1 pl.

Tokioka (T.), 1962. — Contributions to japanese Ascidian Fauna. XVIII — Ascidians from Sado Island and some records from Sagami Bay. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **10**, 1, (1-20), 3 pl.

Tokioka (T.), 1963. — Contributions to japanese Ascidian fauna. XX — The outline of japanese Ascidian fauna as compared with that of the pacific coasts of north America. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **11**, 1, (131-156).

Traustedt (M. P. A.), 1882. — Vestindiske Ascidiae Simplices II Abt. *Molgulidae og Cynthiadae. Vidd. Meddel.*, 1881, (108-135), 3 pl.

Traustedt (M. P. A.), 1883. — Die einfachen Ascidien (*Ascidiae simplices*) des Golfes von Neapel. *Mitt. Stat. Neapel.*, Bd. IV, 1883.

Traustedt (M. P. A.), 1885. — Ascidiae simplices fra det Stille Hav. *Vid. Meddel.*, 1884 (1-60), 4 pl.

Traustedt (M. P. A.) et Wultner (W.), 1894. — Bericht über von Herrn Dr Sander gesammelten Tunicaten. *Arch. Naturg, Berlin*, **60**, 1, (10-14).

Troschel (F. H.), 1852. — Bericht über die Leistungen im Gebiete der Naturgeschichte der Mollusken während des Jahres 1851. *Arch. Naturg. Berlin*, **18**, 2, (257-307).

Ussow (M.), 1878. — Liste der Schwimmenden und festsitzenden Tunicaten des Schwarzen Meeres. *Trav. Soc. Nat. Petersb.*, **9**, (en russe).

Van Beneden (E.). — Voir Beneden (E. van).

Van Name (W. G.), 1902. — The Ascidians of the Bermuda Islands. *Tr. Connecl. Acad. Sci. New Haven*, **11**, (325-412), pl. 46-64.

Source : MNHN, Paris

VAN NAME (W. G.), 1912. — Simple Ascidians of the coasts of New England and neighbouring British provinces. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, **34**, (439-619), pl. 43-73.

VAN NAME (W. G.), 1918. — Ascidians from the Philippines and adjacent waters. *Bull. U. S. Nat., Mus.*, I à III, (49-174), pl. 23-33.

VAN NAME (W. G.), 1921. — Ascidians of the west Indian Region and South Eastern United States. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York*, **44**, (283-494).

VAN NAME (W. G.), 1945. — The North and South American Ascidians. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **84**, (1-476), 31 pl.

VERNIÈRES (P.). — Voir HARANT (H.) et VERNIÈRES (P.).

VERRILL (A. E.), 1879. — Notice of recent additions to the marine Invertebrate of the northeastern coast of America with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. *Bull. U. S. Mus. Washington*, **2**, (165-205).

VERRILL (A. E.), 1879. — Molluscoids. Contributions to the Natural History of Arctic America, made in connection with the Howgate Polar Expedition 1877-1878. *Bull. U. S. Mus. Washington*, **15**, (147-150).

VERRILL (A. E.), 1885. — Results of the explorations made by the Steamer Albatross off the northern coast of the United States in 1883. *U. S. Fish. Comm. C's Rep. App. B, Washington*, (503-699).

VERRILL (A. E.), 1900. — Additions to the Tunicata and Molluscoidea of the Bermudas. *Tr. Connect. Acad.*, **10**, (588-594).

VINOGRADOVA (N. G.), 1962. — Explorations of the fauna of the seas I (IX) : Ascidiae simplices of the Indian part of the Antarctic. *Biol. results of the Soviet Antarctic Expedition (1955-1958)*, **1**, (196-215) (en russe).

VON DRASCHE (R.). — Voir DRASCHE.

WELTNER (W.). — Voir TRAUSTEDT (M. P. A.) et WELTNER (W.).

WAGNER (N.), 1885. — Die Wirbellosen der Weissen Meeres Zool. Forschungen an der Küste des Solowetsklichen Meerbusens in den Sommermonaten der Jahre 1877-1879, und 1882. Leipsig.

WATT (J.), 1892. — On the structure of *Bollenia pachydermatina*. *Tr. N. Zealand Insl. Wellington*, **24**.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. R.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Achevé d'imprimer le 30 Septembre 1965.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Professeur CHABAUD.

58296. — Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris (6e).
Dépôt légal : 3e trimestre 1965.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris